

## Capítulo 17

# Sentidos especiales

## Los sentidos especiales y la homeostasis

Los órganos de los sentidos tienen receptores especiales que nos permiten oler, degustar, ver, oír y mantener el equilibrio. La información conducida desde estos receptores hacia el sistema nervioso central se utiliza para ayudar a mantener la homeostasis.





En el capítulo 16 se dijo que los sentidos generales abarcan los sentidos somáticos (tacto, temperatura, dolor y propioceptivo) y las sensaciones viscerales. Los receptores para los sentidos generales se distribuyen en todo el cuerpo y son relativamente simples en cuanto a su estructura. En cambio, los receptores para los sentidos especiales –olfato, gusto, vista, oído y equilibrio– son anatómicamente diferentes de aquellos que no se concentran en una región específica de la cabeza y se hallan por lo general alojados en el tejido epitelial de órganos sensoriales especiales como los ojos y los oídos. Las vías nerviosas para los sentidos especiales también son más complejas que las de los sentidos generales.

En este capítulo examinaremos la estructura y la función de los órganos de los sentidos especiales y las vías involucradas en el transporte de la información desde esos receptores hasta el sistema nervioso central.

La **oftalmología** (oftalmo-, de *ophthalmos*, ojo, y -logía, de *lógos*, estudio) es la ciencia dedicada al estudio del ojo y sus alteraciones. Los otros sentidos especiales son, en su mayoría, específicos de la **otorrinolaringología** (oto-, de *ootós*, oído; rino-, de *rhinós*, nariz; y -laringo, de *larynx*, laringe, garganta), ciencia que se encarga de estudiar los oídos, la nariz, la garganta y sus enfermedades.

## OLFACCIÓN: SENTIDO DEL OLFATO

### ▶ OBJETIVO

Describir los receptores olfatorios y las vías nerviosas del olfato.

Tanto el olfato como el gusto son sentidos químicos porque las sensaciones provienen de la interacción de moléculas con receptores del gusto o el olfato. Como los impulsos para el olfato y el gusto se propagan al sistema límbico (y también a áreas corticales superiores), ciertos olores y gustos pueden evocar respuestas emocionales profundas o la afluencia de recuerdos.

### Anatomía de los receptores olfatorios

La nariz contiene entre 10 y 100 millones de receptores para el **sentido del olfato** u **olfacción** (de *olfaccere*, oler), localizados en una superficie llamada **epitelio olfatorio**. Con un área total de 5 cm<sup>2</sup>, el **epitelio olfatorio** ocupa la parte superior de la cavidad nasal, cubre la superficie inferior de la lámina cribosa del etmoides y se extiende sobre la parte superior de los cornetes nasales (fig. 17-1a). El **epitelio olfatorio** está constituido por tres tipos de células: receptores olfatorios, células de sostén y células basales.

Los **receptores olfatorios** son las neuronas de primer orden en la vía olfatoria. Cada receptor es una neurona bipolar con una dendrita expuesta en forma de protuberancia y un axón que se proyecta a través de la lámina cribosa y termina en el bulbo olfatorio. Los sitios en los que se produce la transducción olfativa son los **cilios olfatorios**, que se proyectan desde las dendritas (recuérdese que **transducción** es la conversión de la energía del estímulo en un potencial graduado en una célula receptora). Las sustancias químicas que tienen un olor y pueden, por lo tanto, estimular los cilios olfatorios, son llamadas **odorantes**. Los receptores olfatorios responden a los estímulos químicos de una molécula odorante, producen un potencial generador e inician así la respuesta olfatoria.

Las **células de sostén** son células epiteliales cilíndricas de la mucosa que reviste a la cavidad nasal. Estas células proveen soporte físico, nutrición y estimulación eléctrica para los receptores olfatorios y también ayudan a detoxificar las sustancias químicas que se ponen en contacto con el epitelio olfatorio. Las **células basales** son

células madre localizadas en la base de las células de sostén. Están en división celular constante para producir nuevos receptores olfatorios, los cuales sólo sobreviven aproximadamente un mes antes de ser reemplazados. Este proceso es importante si se toma en cuenta que los receptores olfatorios son neuronas y, como se mencionó, las neuronas maduras no suelen ser reemplazadas.

Dentro del tejido conectivo de sostén al epitelio olfatorio están las **glándulas olfatorias** (**glándulas de Bowman**), las cuales producen moco que se desplaza hasta la superficie del epitelio a través del conducto. Esta secreción humedece la superficie del epitelio olfatorio y disuelve los odorantes de forma que pueda producirse la transducción. Tanto las células de sostén del epitelio nasal como las glándulas olfatorias están inervadas por ramas del nervio facial (VII par), que puede ser estimulado por ciertas sustancias químicas. Los impulsos en estos nervios estimulan a su vez las glándulas lagrimales en los ojos y de las glándulas mucosas nasales. El resultado de inhalar sustancias como la pimienta o vapores de amoníaco de uso domiciliario es la afección de lágrimas y congestión nasal.

### Fisiología del olfato

Se hicieron muchos intentos para distinguir y clasificar los olores "primarios". La evidencia genética actual sugiere la existencia de cientos de olores primarios. Es probable que nuestra capacidad para reconocer entre 10 000 olores distintos dependa de patrones de actividad cerebral que surgen de la activación de muchas combinaciones diferentes de receptores olfatorios.

Los receptores olfatorios reaccionan a las moléculas odorantes de la misma forma que la mayoría de los receptores sensitivos reaccionan a sus estímulos específicos: un potencial generador (despolarizante) produce y desencadena uno o más impulsos nerviosos. En algunos casos, un odorante se une a proteínas ligadas a receptor en la membrana plasmática, llamadas "proteína G", y activa a la enzima adenilciclase (véase p. 626). El resultado es la siguiente cadena de acontecimientos: producción de adenosin monofosfato cíclico (AMPc) → apertura de los canales de sodio (Na<sup>+</sup>) → entrada de Na<sup>+</sup> → potencial generador despolarizante → generación de un impulso nervioso (potencial de acción) y propagación de éste a través del axón del receptor olfatorio.

## Umbral del olor y adaptación olfatoria

El olfato, como todos los sentidos especiales, tiene un umbral bajo. Se necesitan sólo unas pocas moléculas de una sustancia en el aire para percibirla como un olor. Un buen ejemplo es el agente químico metil mercaptán, el cual huele como repollo putrefacto y puede detectarse en concentraciones tan bajas como 1/25 000 millonésima parte de un miligramo por mililitro de aire. Como el gas natural utilizado en las cocinas y en los artefactos de calefacción es inodoro aunque letal y potencialmente explosivo si se acumula, se agrega una pequeña parte de metilmercaptán al gas natural para que actúe como alarma olfatoria en caso de pérdidas de gas.

La adaptación (sensibilidad decreciente) a los olores se produce rápidamente. Los receptores olfatorios se adaptan cerca del 50% en el primer segundo después de la estimulación, pero a partir de allí lo hacen con mucha lentitud. Incluso, se produce insensibilidad total a ciertos olores intensos alrededor de un minuto después de la exposición. La disminución de la sensibilidad estaría relacionada aparentemente con procesos de adaptación a nivel del sistema nervioso central.

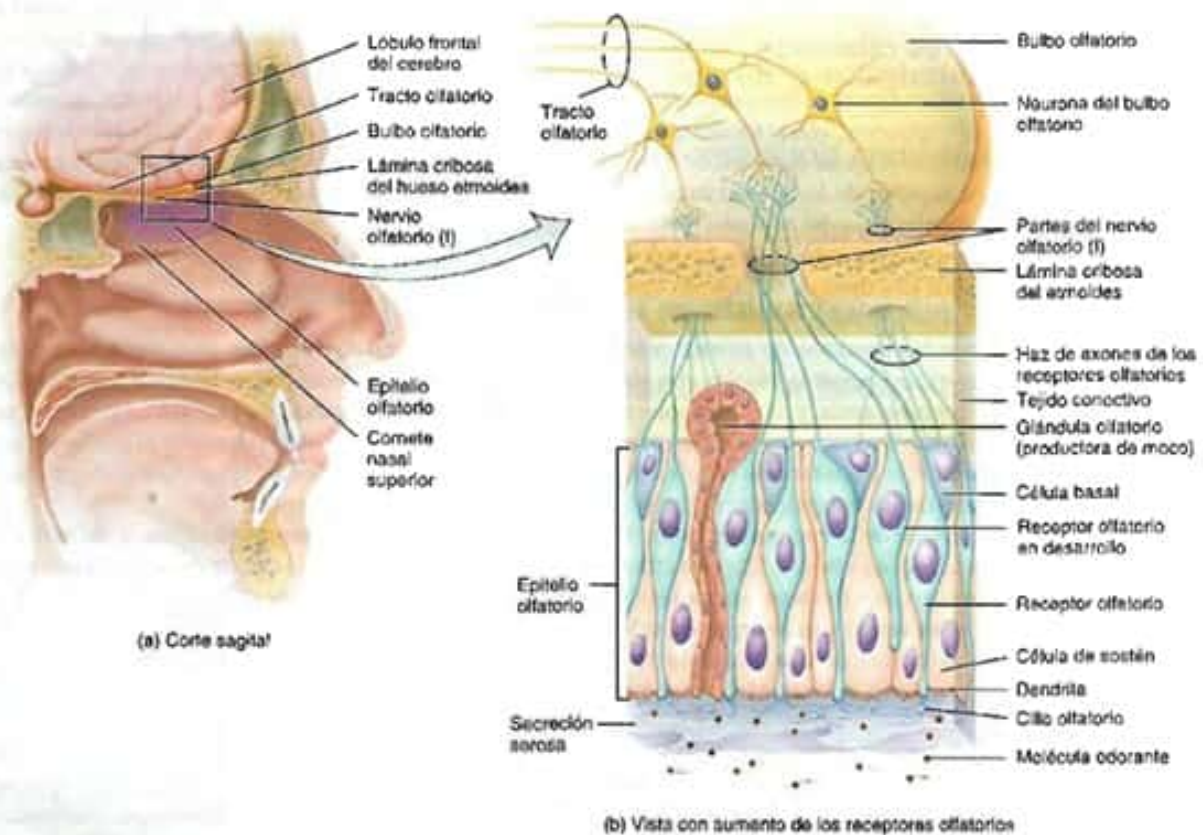
## Vía olfatoria

A cada lado de la nariz se extienden, a través de unos 20 orificios olfatorios en la lámina cribosa del hueso etmoides (fig. 17-1b), haces de axones delgados y amielínicos provenientes de los receptores olfatorios. Estos 40 haces de axones forman juntos los **nervios olfatorios (I par craneal)** izquierdo y derecho, que terminan en el cerebro en un par de masas de sustancia gris llamadas **bulbos olfatorios**, los cuales se encuentran por debajo de los lóbulos frontales y laterales a la apófisis crista galli del etmoides. Dentro de los bulbos olfatorios, los terminales axónicos de los receptores olfatorios —las neuronas de primer orden— hacen sinapsis con las dendritas y cuerpos celulares de las neuronas de segundo orden en la vía olfatoria.

Los axones de las neuronas del bulbo olfatorio se extienden hacia posterior y constituyen el **tracto olfatorio** (fig. 17-1a) o **cintilla olfatoria**. Algunos de los axones del tracto olfatorio se proyectan al área olfatoria primaria, localizada en la superficie inferior y medial del lóbulo temporal, y es el sitio donde comienza la

**Fig. 17-1 Epitelio y receptores olfatorios.** (a) Localización del epitelio olfatorio en la cavidad nasal. (b) Anatomía de los receptores olfatorios, formados por neuronas de primer orden cuyos axones se extienden a través de la lámina cribosa y del etmoides y terminan en el bulbo olfatorio.

El epitelio olfatorio está constituido por receptores olfatorios, células de sostén y células basales.



¿Cuál es la parte del receptor olfatorio que detecta las moléculas odorantes?

percepción consciente del olor. Otros axones del tracto olfatorio se proyectan al sistema límbico y al hipotálamo, y de estas conexiones dependen nuestras respuestas emocionales y evocadas por la memoria a los olores. Algunos ejemplos son la excitación sexual que ocasiona oler ciertos perfumes, las náuseas por el olor de una comida que alguna vez causó una enfermedad o un recuerdo de la infancia evocado a partir de un olor.

Desde el área olfatoria primaria, las vías también se extienden al lóbulo frontal, en forma directa o indirecta, a través del tálamo. Una región importante para la identificación y discriminación entre olores es el área orbitofrontal (área 11 en fig. 14-15). Las personas que sufren algún daño en esta área tienen problemas para identificar diferentes olores. Los estudios realizados con tomografía por emisión de positrones (PET) sugieren que habría algún nivel de lateralización hemisférica: el área orbitofrontal del hemisferio derecho muestra mayor actividad durante el proceso de olfacción.

## Hiposmia

Las mujeres suelen tener el sentido del olfato más agudo que los hombres, especialmente en el período de la ovulación. Pumar perjudica seriamente el sentido del olfato en el corto plazo y puede causar en el largo plazo daño de los receptores olfatorios. Con la edad, el sentido del olfato disminuye. La hiposmia (hipo-, de *hypó*, debajo de, y -osmia, de *osmé*, olfato), la capacidad reducida de oler, afecta a la mitad de las personas mayores de 65 años y al 75% de aquellos con más de 80 años. La hiposmia también puede ser causada por trastornos neurológicos, como un traumatismo de cráneo, la enfermedad de Alzheimer o la enfermedad de Parkinson; ciertos fármacos como los antihistamínicos, analgésicos o esteroides y el tabaquismo. ■

## PREGUNTAS DE REVISIÓN

1. ¿Cuál es la contribución de las células basales al sentido del olfato?
2. ¿Cuál es la secuencia de acontecimientos que se producen desde la unión de una molécula odorante a un cilio olfatorio hasta el arribo del impulso nervioso al área orbitofrontal?

## SENTIDO DEL GUSTO

### OBJETIVO

Describir los receptores gustativos y las vías nerviosas del gusto.

El **gusto**, como el olfato, es un sentido químico. Es, sin embargo, mucho más simple que el olfato ya que solamente se distinguen cinco gustos primarios: *agrio*, *dulce*, *amargo*, *salado* y *umami*. El sabor umami, recientemente introducido por científicos japoneses, se describe como "delicioso" o "sabroso". Se cree que proviene de receptores gustativos que son estimulados por el glutamato monosódico (MSG), una sustancia naturalmente presente en muchas comidas y que se añade a otras como un potenciador del sabor. Todos los otros gustos, como el del chocolate, la pimienta y el café, son combinaciones de los cinco gustos primarios, a los

cuales se suman sensaciones olfatorias y táctiles que los acompañan. Los olores de los alimentos pueden pasar desde la boca hacia la cavidad nasal, donde estimulan a los receptores olfatorios. Como el olfato es mucho más sensible que el gusto, una concentración dada de una sustancia alimenticia puede ser miles de veces más estimulante para el sentido del olfato que para el sentido del gusto. Cuando una persona tiene un resfriado o congestión nasal y no puede sentir el gusto de las comidas, lo que en realidad está limitado no es el gusto, sino el olfato.

## Anatomía de las papilas y botones gustativos

Los receptores de las sensaciones del gusto se localizan en los **hulbos** o **botones gustativos** (fig. 17-2). La mayor parte de los casi 10 000 botones gustativos de un adulto joven se hallan en la lengua, aunque también se encuentran algunos en el paladar blando (parte posterior del techo de la boca), la faringe (garganta) y la epiglotis (cartilago dispuesto por encima de la laringe). La cantidad de botones gustativos disminuye con la edad. Cada **botón gustativo** es un cuerpo oval constituido por tres tipos de células epiteliales: células de sostén, células receptoras del gusto y células basales (véase fig. 17-2c). Las **células de sostén** rodean a alrededor de 50 **células receptoras del gusto** en cada botón. Una microvellosidad larga, llamada **cilio gustativo**, se proyecta desde cada célula receptora hacia la superficie externa a través del **poro gustativo**, un orificio del botón. Las **células basales**, células madre situadas en la periferia del botón gustativo cerca de la capa de tejido conectivo, producen células de sostén, que luego se diferencian en células receptoras del gusto, cada una de las cuales tiene una vida de aproximadamente 10 días. En su base, las células receptoras hacen sinapsis con las dendritas de las neuronas de primer orden, que forman la primera parte de la vía gustativa. Las dendritas de cada neurona de primer orden se ramifican profusamente y toman contacto con muchas células receptoras del gusto localizadas en diversos botones gustativos.

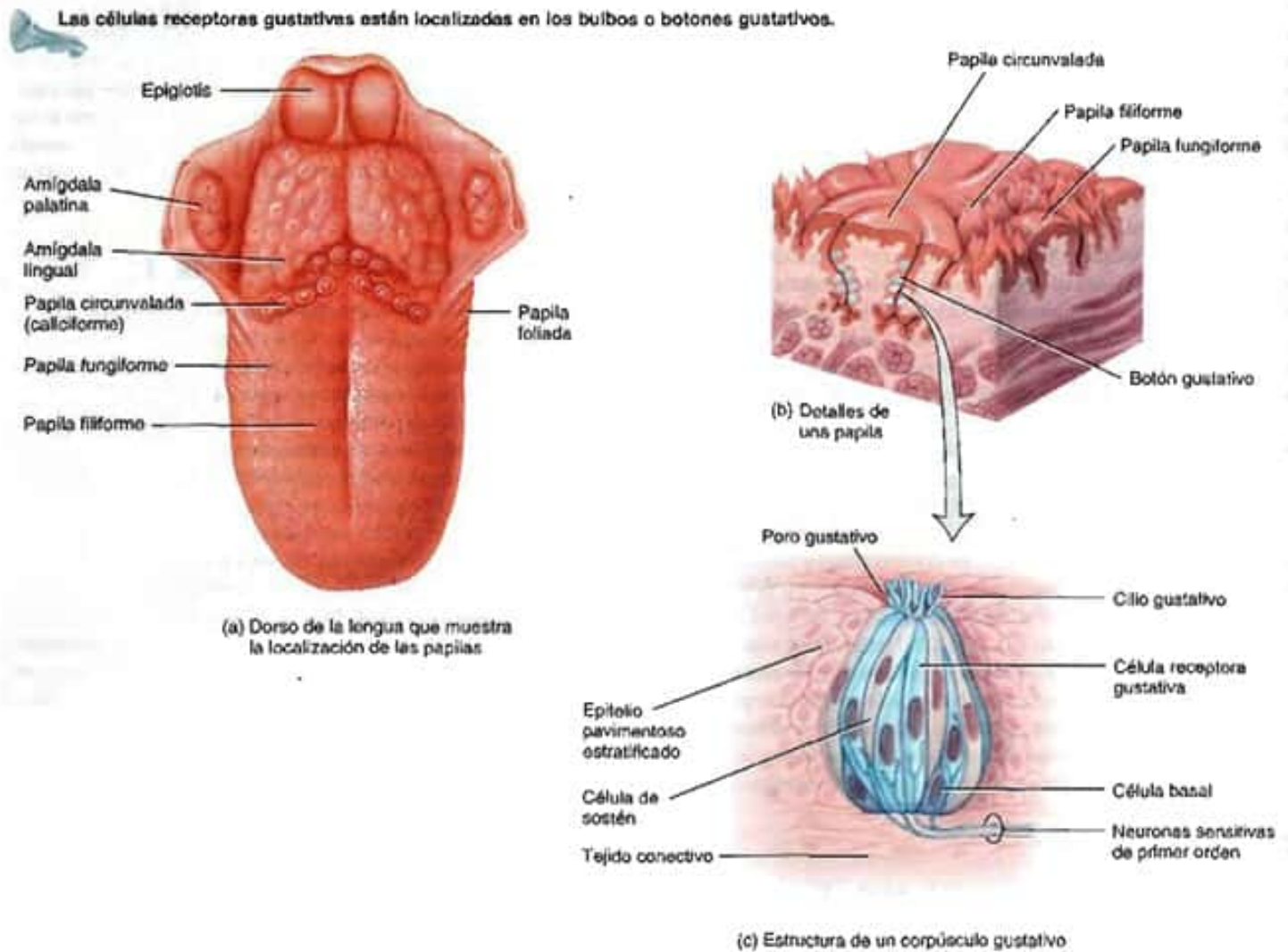
Los botones gustativos se hallan en elevaciones de la lengua llamadas **papilas**, que le confieren una textura rugosa a su superficie dorsal (figs. 17-2a y b).

Los botones gustativos están contenidos en tres tipos de papilas:

1. Alrededor de 12 **papilas circunvaladas** o **caliciformes** muy grandes se disponen en la base de la lengua como una V abierta hacia adelante. Cada una de estas papilas aloja entre 100 y 300 botones gustativos.
2. Las **papilas fungiformes** son elevaciones con forma de hongo que se distribuyen en toda la superficie de la lengua y contienen alrededor de 5 corpúsculos gustativos cada una.
3. Las **papilas foliadas** se localizan en pequeños surcos en los bordes de la lengua, pero la mayoría de sus botones gustativos se degeneran en la infancia temprana.

Además, toda la superficie de la lengua tiene **papilas filiformes**, estructuras ahusadas y muy finas que contienen receptores táctiles pero no botones gustativos. Las papilas filiformes aumentan la fricción entre el alimento y la lengua y hace que ésta pueda moverlos más fácilmente en la cavidad bucal.

**Fig. 17-2** Relación de las células receptoras del gusto en los botones gustativos de las papilas linguales.



¿Qué papel desempeñan las células de sostén en los botones gustativos?

### Fisiología del gusto

Las sustancias químicas que estimulan a los receptores gustativos se conocen como sustancias gustativas. Una vez que una se disuelve en la saliva, puede hacer contacto con la membrana plasmática de los cilios gustativos, sitio en donde se produce la transducción del gusto. El resultado es un potencial receptor que estimula la exocitosis de vesículas sinápticas desde la célula receptora del gusto. A su vez, las moléculas neurotransmisoras liberadas desencadenan impulsos nerviosos en las neuronas sensitivas de primer orden que hacen sinapsis con las células receptoras gustativas.

El potencial receptor difiere para cada sustancia gustativa. Los iones de sodio ( $\text{Na}^+$ ) presentes en un alimento salado ingresan en la célula receptora gustativa a través de los canales de  $\text{Na}^+$  de la membrana plasmática. La acumulación de  $\text{Na}^+$  dentro de la célula causa su des-

polarización, con lo cual se abren los canales de  $\text{Ca}^{2+}$ . A su vez, la entrada de  $\text{Ca}^{2+}$  estimula la exocitosis de vesículas sinápticas y la liberación del neurotransmisor. Los iones hidrogeno ( $\text{H}^+$ ) presentes en los sabores ácidos pueden fluir dentro de las células receptoras del gusto a través de canales de  $\text{H}^+$ . Estos iones también intervienen en la apertura y el cierre de otro tipo de canales iónicos. Nuevamente, el resultado es la despolarización que lleva a la liberación de neurotransmisor.

Otras sustancias gustativas responsables de la producción de los gustos dulce, amargo y umami, no ingresan ellas mismas en las células receptoras gustativas. En lugar de ello, se unen a receptores de la membrana plasmática ligados a proteínas G. Las proteínas G activan luego a diferentes sustancias químicas conocidas como segundos mensajeros dentro de la célula receptora gustativa. Estos segundos mensajeros producen despolarización de diferentes maneras, pero el resultado es siempre el mismo: la liberación de un neurotransmisor.

Si todas las sustancias gustativas causan la liberación de un neurotransmisor desde distintas células receptoras del gusto, ¿por qué los alimentos tienen diferentes sabores? Se cree que la respuesta a esta pregunta está en los patrones de impulsos nerviosos generados por las neuronas de primer orden que hacen sinapsis con las células receptoras gustativas. La activación de distintos grupos de neuronas del gusto da lugar a distintos tipos de sabores. Además, aunque cada célula receptora gustativa responde a más de uno de los cinco gustos primarios, puede responder más intensamente a una de las sustancias gustativas que a otras.

## Umbral del gusto y adaptación gustativa

El umbral del gusto varía para cada uno de los sabores primarios. El umbral para las sustancias amargas, como la quinina, es más bajo. Dado que las sustancias venenosas suelen ser amargas, este umbral bajo (o alta sensibilidad) puede tener una función protectora. El umbral para las sustancias ácidas, como el limón, medido con ácido clorhídrico, es un poco más alto. Los umbrales para las sustancias saladas, representadas por el cloruro de sodio, y para las sustancias dulces, medido con sacarosa, son similares y más elevados que los correspondientes a las sustancias amargas y agrias.

La adaptación completa a un sabor específico puede ocurrir después de 1 a 5 minutos de estimulación continua. La adaptación al sabor se debe a cambios que tienen lugar en los receptores del gusto, en los receptores del olfato y en las neuronas de las vías gustativas localizadas en el SNC.

## La vía gustativa

Tres nervios craneales contienen los axones de las neuronas gustativas de primer orden que inervan a los botones gustativos. El nervio facial (VII) inerva a los botones gustativos de los dos tercios anteriores de la lengua; el nervio glossofaríngeo (IX) inerva a los del tercio posterior de la lengua y el nervio vago (X) inerva a los botones gustativos presentes en la garganta y la epiglotis. Desde los botones gustativos, los impulsos nerviosos se propagan a lo largo de esos nervios craneales hasta el bulbo raquídeo. Desde el bulbo, algunos de los axones que transportan señales del gusto se proyectan hasta el sistema límbico y el hipotálamo; otros se proyectan al tálamo. Las señales del gusto que se proyectan desde el tálamo hasta el área gustativa primaria en el lóbulo parietal de la corteza cerebral (véase el área 43 en fig. 14-15) posibilitan la percepción consciente del gusto.



### Aversión gustativa

Probablemente por las proyecciones al hipotálamo y al sistema límbico, hay una fuerte conexión entre el gusto y las emociones tanto agradables como desagradables. Los alimentos dulces evocan reacciones de placer, mientras que las comidas amargas causan expresiones de disgusto aun en recién nacidos. Este fenómeno es la base de la **aversión gustativa**, por la cual las personas y los animales aprenden rápidamente a evitar un alimento si éste afecta a su sistema digestivo. La ventaja de evitar alimentos que causan enfermedad redundante en una supervivencia más larga. Sin embargo, los trata-

mientos farmacológicos y radioterápicos que se utilizan para combatir el cáncer pueden causar náuseas y afecciones gastrointestinales sea cuales fueren los alimentos que se consumen. De tal forma, los pacientes con cáncer pueden perder su apetito porque experimentan aversión a la mayoría de las comidas. ■

## PREGUNTAS DE REVISIÓN

3. ¿En qué difieren los receptores olfatorios y los gustativos en cuanto a estructura y su función?
4. Señale el recorrido de un estímulo gustativo desde el contacto de una sustancia gustativa con la saliva hasta el área gustativa primaria en la corteza cerebral.
5. Compare la vía olfatoria con la gustativa.

## VISTA

### OBJETIVOS

Enumerar y describir las estructuras accesorias del ojo y los componentes del globo ocular.

Analizar la formación de la imagen por medio de la descripción de la refracción, la acomodación y la constricción de la pupila.

Describir el procesamiento de las señales visuales en la retina y la vía nerviosa para la visión.

La vista es extremadamente importante para la supervivencia humana. Más de la mitad de los receptores sensitivos del cuerpo humano se localizan en el ojo, y gran parte de la corteza cerebral participa en el procesamiento de la información visual. En esta sección del capítulo examinaremos las estructuras accesorias del ojo, el globo ocular, la formación de las imágenes visuales, la fisiología de la visión y la vía visual desde el ojo hasta el cerebro.

## Estructuras accesorias del ojo

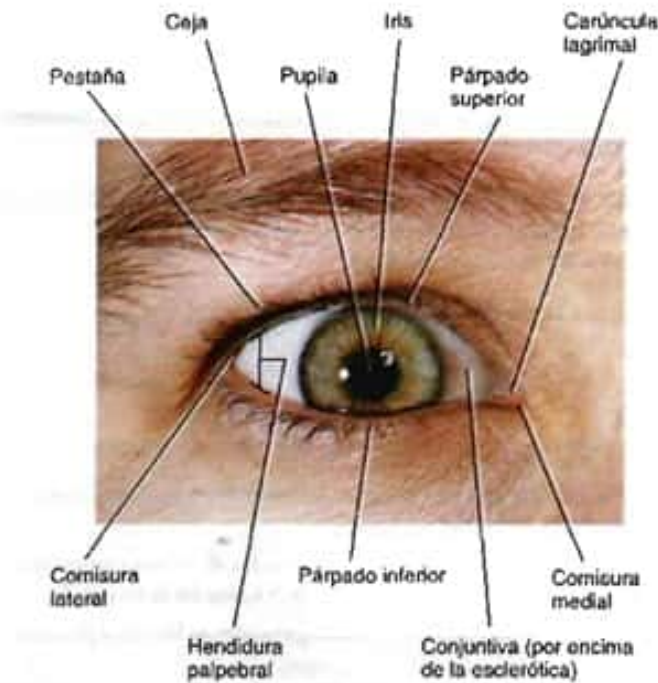
Las **estructuras accesorias del ojo** son los párpados, las pestañas, las cejas, el aparato lagrimal y los músculos extrínsecos del ojo.

### Párpados

Los párpados superior e inferior ocultan los ojos durante el sueño, los protegen de la luz excesiva y de cuerpos extraños, y esparcen una secreción lubricante sobre los globos oculares (fig. 17-3). El párpado superior es más móvil que el inferior y contiene en su parte superior al músculo elevador del párpado superior. A veces una persona puede experimentar una molesta sacudida en un párpado, un temblor involuntario similar a los de las manos, antebrazo, pierna o pie. Éstas casi nunca son patológicas y suelen durar sólo unos pocos segundos. Generalmente se asocian con el estrés y la fatiga. El espacio del globo ocular expuesto entre los bordes de los párpados superior e inferior es la **hendidura palpebral**. Sus ángulos se conocen como **comisura lateral**, la cual es más angosta y más próxima al

**Fig. 17-3 Anatomía superficial del ojo (derecho en este caso).**

La **hendidura palpebral** es el espacio comprendido entre el párpado superior y el párpado inferior que deja expuesto el globo ocular.



¿Cuál de las estructuras mostradas se continúa con el revestimiento interno de los párpados?

hueso temporal, y **comisura medial**, más ancha y cercana al hueso nasal. En la comisura medial hay una elevación pequeña y rojiza, la **carúncula lagrimal**, que contiene glándulas sebáceas y glándulas sudoríparas. El material blancuzco (fagaña) que a veces se acumula en la comisura medial proviene de estas glándulas.

Desde la superficie hacia la profundidad, cada párpado está constituido por epidermis, dermis, tejido subcutáneo, fibras del músculo orbicular, tarso, glándulas tarsales y conjuntiva (fig. 17-4a). El **tarso** es un grueso pliegue de tejido conectivo que le da forma y sostiene a los párpados. En cada tarso hay una hilera de glándulas sebáceas alargadas y modificadas, que se conocen como **glándulas tarsales** o de **Meibomio**, las cuales secretan un líquido que evita que los párpados se adhieran entre sí. La infección de estas glándulas produce un tumor o quiste en el párpado llamado **chalazión**. La conjuntiva es una delgada membrana mucosa de protección, compuesta por epitelio cilíndrico estratificado con numerosas células caliciformes y que tiene como sostén una capa de tejido conectivo areolar. La **conjuntiva palpebral** determina el aspecto interior de los párpados, y la **conjuntiva ocular** se extiende desde los párpados hasta la superficie del globo ocular, donde cubre a la esclerótica (el "blanco" del ojo) pero no a la córnea, la cual es una región transparente que forma la superficie anterior y más externa del globo ocular. Tanto la esclerótica como la córnea serán tratadas con mayor detalle más adelante en este capítulo. La dilatación y congestión de los vasos

sanguíneos de la conjuntiva bulbar por irritación local o infección son la causa del **ojo rojo**.

### Pestañas y cejas

Las **pestañas**, que se proyectan desde los bordes de cada párpado, y las **cejas**, que se arquean transversalmente sobre los párpados, ayudan a proteger al globo ocular de cuerpos extraños, la transpiración y los rayos directos del sol. Las glándulas sebáceas de la base de los folículos pilosos de las pestañas, llamadas **glándulas sebáceas ciliares**, liberan un líquido lubricante en los folículos. La infección de estas glándulas se denomina **orzuelo**.

### Aparato lagrimal

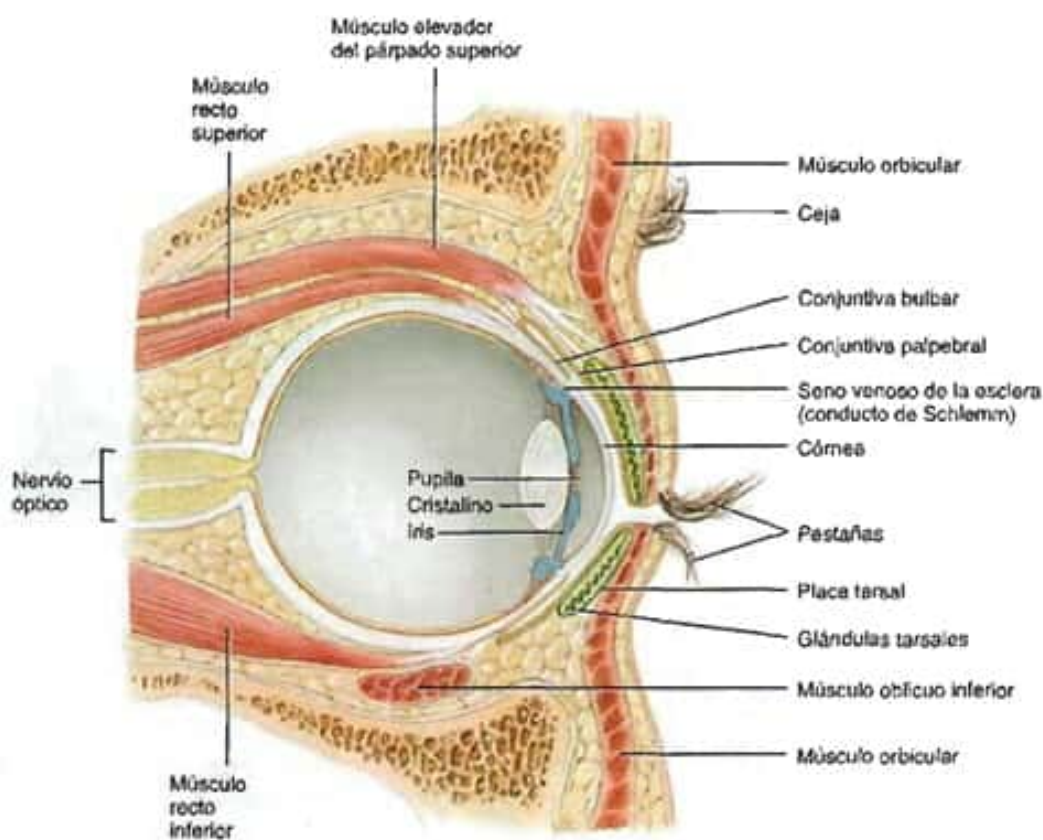
El **aparato lagrimal** es un grupo de estructuras que produce y drena el **líquido lagrimal** o **lágrimas**. Las **glándulas lagrimales**, cada una del tamaño y forma similares a las de una almendra, secretan el líquido lagrimal, que drena a través de 6 a 12 **conductillos lagrimales excretores**, los cuales vacían las lágrimas sobre la superficie de la conjuntiva del párpado superior (fig. 17-4b). Desde allí las lágrimas pasan medialmente sobre la superficie anterior del globo ocular y se introducen en dos pequeños orificios llamados **puntos lagrimales**. Luego atraviesan los **conductillos lagrimales**, que las llevan hacia el **saco lagrimal** y después hacia el **conducto nasolagrimal**. Éste transporta el líquido lagrimal hacia la cavidad nasal justo por debajo del cornete nasal inferior. La infección del saco lagrimal se conoce como **dacriocistitis** (dacrio-, de *dakryon*, lágrima; cisto-, de *kystis*, saco; e -itis, de -itis, inflamación). Suele ser causada por una infección bacteriana y es el resultado de la obstrucción de los conductos nasolagrimales.

Las **glándulas lagrimales** están inervadas por fibras parasimpáticas del nervio facial (VII). El líquido producido por estas glándulas es una solución acuosa que contiene sales, algo de mucus y **lisozima**, una enzima bactericida protectora. El líquido protege, limpia, lubrica y humedece el globo ocular. Después de secretarse en las glándulas lagrimales, el líquido lagrimal se distribuye sobre la superficie del globo ocular mediante el parpadeo. Cada glándula produce alrededor de 1 mL de líquido lagrimal por día.

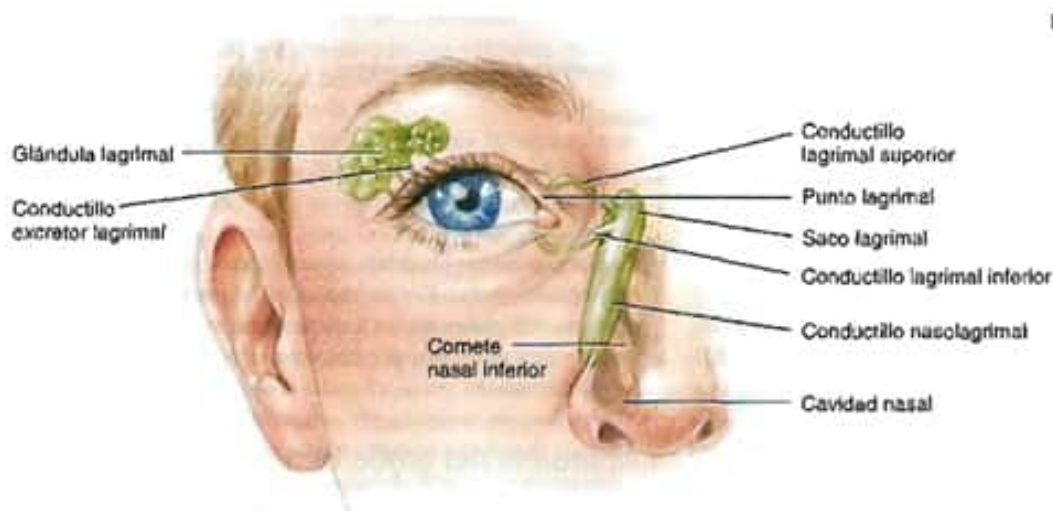
En condiciones normales, las lágrimas se eliminan tan rápidamente como se producen por evaporación o por el paso hacia los conductos lagrimales y la cavidad nasal. Sin embargo, si una sustancia irritante se pone en contacto con la conjuntiva, las glándulas lagrimales secretan en exceso y las lágrimas se acumulan (ojos llorosos). La producción de lágrimas es un mecanismo protector, ya que las lágrimas diluyen y arrastran las sustancias irritantes. También puede haber ojos llorosos cuando la inflamación de la mucosa nasal, como la que ocurre con un resfriado, obstruye los conductos nasolagrimales y bloquea el drenaje de las lágrimas. Sólo los seres humanos expresan sus emociones, tanto de felicidad como de tristeza, mediante el **llanto**. En respuesta a la estimulación parasimpática, las glándulas lagrimales producen una cantidad excesiva de líquido lagrimal que puede llegar a derramarse sobre los bordes de los párpados e incluso llenar la cavidad nasal con líquido. Éste es el mecanismo por el que el llanto causa moquera.

Fig. 17-4 Estructuras accesorias del ojo.

Las estructuras accesorias del ojo son los párpados, pestañas, cejas, aparato lagrimal y músculos extrínsecos del globo ocular.



(a) Corte sagital del ojo y sus estructuras accesorias



(b) Vista anterior del aparato lagrimal

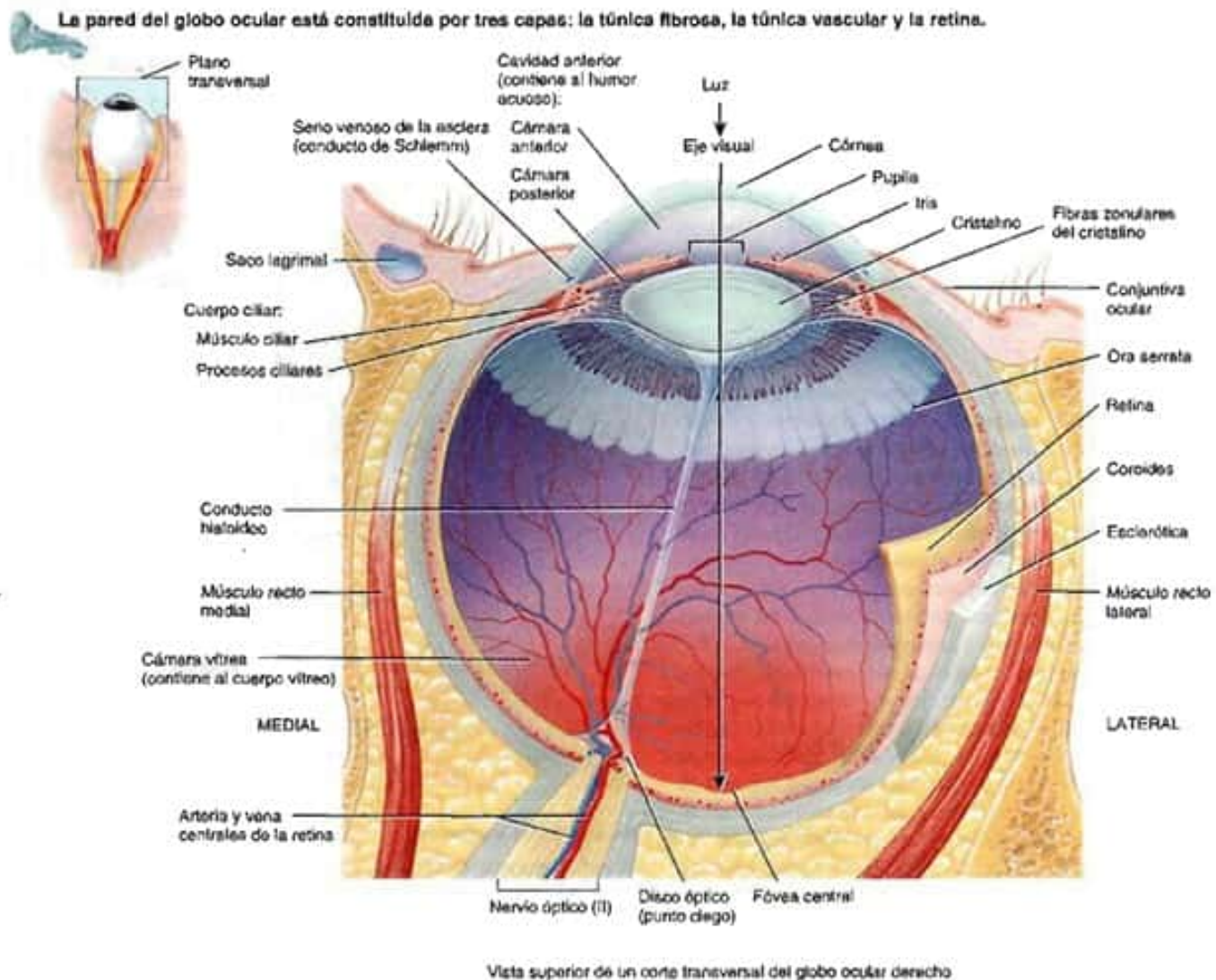
FLIJO DE LAS LÁGRIMAS



¿Qué es el líquido lagrimal? ¿Cuál es su función?



Fig. 17-5 Anatomía del globo ocular.



? ¿Cuáles son los componentes de la túnica fibrosa y de la túnica vascular?

### Músculos extrínsecos del globo ocular

Cada ojo se mueve por la acción de seis músculos extrínsecos: **recto superior, recto inferior, recto externo, recto interno, oblicuo superior y oblicuo inferior** (figs. 17-4a y 17-5). Están inervados por los nervios craneales III, IV o VI. En general, las unidades motoras de estos músculos son pequeñas. Algunas neuronas motoras inervan sólo a dos o tres fibras musculares, menos que en ninguna otra parte del cuerpo excepto la laringe. Las unidades motoras son muy pequeñas y permiten un movimiento de los ojos suave, preciso y rápido. Como se indica en el **panel 11-2**, los músculos extrínsecos del globo ocular mueven el ojo en sentido lateral, medial, superior e inferior. Por ejemplo, para mirar hacia la derecha se necesita la contracción simultánea del músculo recto lateral derecho y del recto

medial izquierdo y la relajación del recto lateral izquierdo y del recto medial derecho. Los músculos oblicuos mantienen la estabilidad rotatoria del globo ocular. Los movimientos de los ojos son coordinados y sincronizados por circuitos nerviosos del tronco del encéfalo y del cerebelo.

### Anatomía del globo ocular

El **globo ocular** de un adulto mide alrededor de 2.5 cm de diámetro. De su superficie total, solamente un sexto de la parte anterior está expuesto; el resto se halla oculto y protegido por la órbita, dentro de la cual se aloja. Desde el punto de vista anatómico, la pared del globo ocular consta de tres capas: la capa fibrosa, la capa vascular y la retina.

## Capa fibrosa

La **capa fibrosa** es la cubierta superficial del globo ocular y está constituida por la **córnea**, anterior y la **esclerótica**, posterior (fig. 17-5). La **córnea** es una túnica transparente que cubre al iris coloreado. Su curvatura ayuda a enfocar la luz sobre la retina. Su cara anterior está formada por epitelio pavimentoso estratificado no queratinizado. En la capa media se observan fibras colágenas y fibroblastos, y la cara posterior está compuesta por epitelio pavimentoso plano. Dado que la parte central de la córnea recibe oxígeno del aire atmosférico, los lentes de contacto que se usan durante períodos prolongados deben ser permeables para permitir que el oxígeno pase a través de ellos. La **esclerótica** o esclera, el "blanco" del ojo, es una capa de tejido conectivo denso formada principalmente por fibras colágenas y fibroblastos. El globo ocular completo, excepto la córnea, está cubierto por la esclerótica, que le da su forma, lo hace más rígido y protege sus partes internas. En la unión de la esclerótica y la córnea se observa un orificio conocido como **seno venoso de la esclera** (conducto de Schlemm). Un líquido denominado humor acuoso drena dentro de este seno (fig. 17-5).

## Capa vascular

La **capa vascular** o **ívea** es la capa media del globo ocular. Consta de tres partes: la **coroides**, los **cuerpos ciliares** y el **iris** (fig. 17-5). La **coroides** muy vascularizada, es la porción posterior de la capa vascular y tapiza la mayor parte de la cara posterior de la esclerótica. Sus numerosos vasos sanguíneos irrigan la cara posterior de la retina. La coroides también contiene melanocitos que producen el pigmento melanina, la cual le confiere un color pardo a esta capa. La melanina presente en la coroides absorbe los rayos de luz dispersos y ello evita la reflexión y la dispersión de la luz dentro del globo ocular. Como resultado, la imagen proyectada en la retina por la córnea y el cristalino permanece nítida y clara. Los albinos carecen de melanina en todas las partes de su cuerpo, incluido el ojo, y generalmente necesitan usar gafas de sol aun en espacios cerrados, ya que perciben incluso la luz de intensidad moderada como un brillo deslumbrante a causa de la dispersión de la luz.

En la porción anterior de la capa vascular, la coroides se continúa con el **cuerpo ciliar**, que se extiende desde la **ora serrata**, el margen anterior aserrado de la retina, hasta un punto justo por detrás de la unión de la esclerótica y la córnea. Como la coroides, el cuerpo ciliar se presenta de color pardo oscuro porque contiene melanocitos productores de melanina. Además, el cuerpo ciliar está constituido por los procesos ciliares y el **músculo ciliar**. Los **procesos ciliares** son protrusiones o pliegues en la cara interna del cuerpo ciliar y contienen capilares sanguíneos que secretan el humor acuoso. Desde estos procesos se extienden las **fibras zonulares** (ligamentos suspensorios) que se adhieren al **cristalino**. El **músculo ciliar** es una banda circular de músculo liso. La contracción o relajación de este músculo modifica la tensión de las fibras zonulares, lo cual altera la forma del cristalino y lo adapta a la visión próxima o a la visión lejana.

El **iris**, la porción coloreada del globo ocular, tiene la forma de una rosquilla aplanada. Está suspendido entre la córnea y el cristalino y se adhiere por sus bordes externos a los procesos ciliares. El iris está constituido por melanocitos y fibras radiales y circulares de

músculo liso. La cantidad de melanina en el iris determina el color del ojo. Se presenta de color pardo o negro cuando contiene grandes cantidades de melanina, de color azul cuando su concentración de melanina es muy baja y de color verde cuando la concentración de melanina es moderada.

Una de las principales funciones del iris es regular la cantidad de luz que entra en el globo ocular a través de la **pupila**, el orificio que se halla en el centro del iris. La pupila es de color negro porque, cuando miramos a través del cristalino, lo que estamos viendo es la parte posterior del ojo intensamente pigmentada (la coroides y la retina). Sin embargo, si se dirige un rayo de luz brillante directamente dentro de la pupila, la luz reflejada será roja a causa de los vasos sanguíneos de la superficie de la retina. Por tal razón, los ojos de una persona aparecen rojos en las fotografías cuando se dirige una luz brillante dentro de la pupila. Los reflejos autónomos regulan el diámetro pupilar en respuesta a los niveles de iluminación (fig. 17-6). Cuando una luz brillante estimula al ojo, las fibras parasimpáticas del nervio oculomotor (III par) estimulan a los **músculos circulares** (esfínter pupilar) del iris para que se contraigan y esto causa una disminución en el diámetro de la pupila (constricción). Con una luz tenue, las neuronas simpáticas estimulan a los **músculos radiales** (dilatador pupilar) del iris para que se contraigan, lo cual causa un aumento del diámetro pupilar (dilatación).

## Retina

La tercera y más interna de las capas del globo ocular, la **retina**, tapiza las tres cuartas partes posteriores del globo ocular y representa el comienzo de la vía óptica (véase fig. 17-5). El **oftalmoscopio** (oftalmo-, de *ophthalmós*, ojo, y -copio, de *skopein*, observar) es un instrumento que envía luz hacia el interior del ojo y permite observar a través de la pupila una imagen aumentada de la retina y sus vasos

**Fig. 17-6** Respuestas de la pupila a los diferentes grados de iluminación.



**¿Cuál es la división del sistema nervioso autónomo que causa la constricción pupilar? ¿Cuál produce la dilatación pupilar?**

sanguíneos, así como del nervio óptico (II par) (fig. 17-7). La superficie de la retina es el único lugar del cuerpo en el cual se pueden ver los vasos sanguíneos directamente y examinarlos para detectar cambios patológicos, como los que ocurren en la hipertensión, la diabetes mellitus y la enfermedad macular degenerativa. El oftalmoscopio permite observar varios puntos de referencia. El disco óptico (papila) es el sitio a través del cual el nervio óptico abandona el globo ocular. Adosadas al nervio óptico se encuentran la **arteria central de la retina**, una rama de la arteria oftálmica, y la **vena central de la retina** (véase fig. 17-5). Las ramas de la arteria central se distribuyen para irrigar la cara anterior de la retina; la vena central drena la sangre de la retina a través del disco óptico. También son visibles la **mácula lútea** y la **fóvea central**, las cuales se describen más adelante.

La retina está constituida por una capa pigmentaria y una capa nerviosa. La **capa pigmentaria** es una lámina de células epiteliales que contienen melanina, localizada entre la coroides y la parte nerviosa de la retina. La melanina de la capa pigmentaria, como en la coroides, también ayuda a absorber los rayos de luz desviados. La **capa nerviosa** es una evaginación del cerebro multilaminada que procesa los datos visuales antes de enviar impulsos nerviosos hacia los axones que forman el nervio óptico. Existen tres capas distintas de neuronas retinianas: la de **células fotorreceptoras**, la de **células bipolares** y la de **células ganglionares**, las cuales están separadas por dos zonas, las **capas sinápticas externa e interna**, donde se producen los contactos sinápticos (fig. 17-8). Obsérvese que la luz atraviesa las capas de células ganglionares y bipolares y las dos capas sinápticas antes de alcanzar la capa de fotorreceptores. Hay otros dos tipos de células presentes en la capa de células bipolares de la retina, llamadas **células horizontales** y **células amacrinas**. Estas células forman circuitos neurales dirigidos en forma lateral que modifican las señales que se transmiten a lo largo de la vía que va de los fotorreceptores a las células bipolares y a las células ganglionares.

**Fig. 17-7** Retina normal vista a través del oftalmoscopio. Los vasos sanguíneos de la retina pueden observarse con un examen directo para detectar cambios patológicos.



¿Signos de qué enfermedades se pueden descubrir a través del oftalmoscopio?

## Desprendimiento de retina

El **desprendimiento de retina** puede ser la consecuencia de un traumatismo, como un golpe en la cabeza, de ciertas afecciones del ojo o el resultado de la degeneración por envejecimiento. El desprendimiento tiene lugar entre la capa nerviosa de la retina y el epitelio pigmentario. Entre estas capas se acumula líquido, que fuerza a la retina delgada y flexible a combarse hacia afuera. El resultado es una visión distorsionada y amaurosis (ceguera) en el campo visual correspondiente. La retina puede ser repuesta en su sitio por medio de cirugía con láser o de criocirugía (aplicación localizada de frío extremo), y esto debe realizarse rápidamente para evitar un daño permanente. ■

Los fotorreceptores son células especializadas que comienzan el proceso mediante el cual los rayos de luz se convierten finalmente en impulsos nerviosos. Hay dos tipos de fotorreceptores: **bastones** y **conos**. Cada retina tiene alrededor de 6 millones de conos y de 120 millones de bastones. Los **bastones** nos permiten ver con luz tenue, como la luz de la luna. No brindan visión cromática, de manera que cuando la luz es débil sólo se pueden ver diferentes tonos de grises. La luz más brillante estimula a los **conos**, los cuales permiten distinguir los colores. En la retina hay tres tipos de conos: **conos azules**, **conos verdes** y **conos rojos**, sensibles a la luz azul, verde y roja respectivamente. La visión en colores es el resultado de la estimulación de combinaciones diferentes de estos tres tipos de conos. Nuestras experiencias están mediadas, en su mayor parte, por el sistema de conos, y la pérdida de éstos produce ceguera legal. Una persona que pierde la visión mediada por los bastones tiene principalmente dificultades para ver cuando hay luz tenue, por lo cual no debería conducir de noche.

La información fluye desde los fotorreceptores, a través de la capa sináptica externa, hacia las células bipolares y luego, a través de la capa sináptica interna, hacia las células ganglionares. Los axones de las células ganglionares se extienden en sentido posterior hacia el disco óptico y salen del globo ocular formando el nervio óptico (II par o nervio craneal). El disco óptico también recibe el nombre de **punto ciego**. Como no contiene bastones ni conos, no es posible ver una imagen que alcance el punto ciego. Normalmente, no somos conscientes de tener un punto ciego, pero puede demostrarse su presencia con facilidad. Si usted cubre su ojo izquierdo y mira fijamente la cruz representada en el texto, y luego aumenta o disminuye la distancia que separa el libro del ojo, en algún punto el cuadrado desaparecerá porque su imagen cae en el punto ciego.

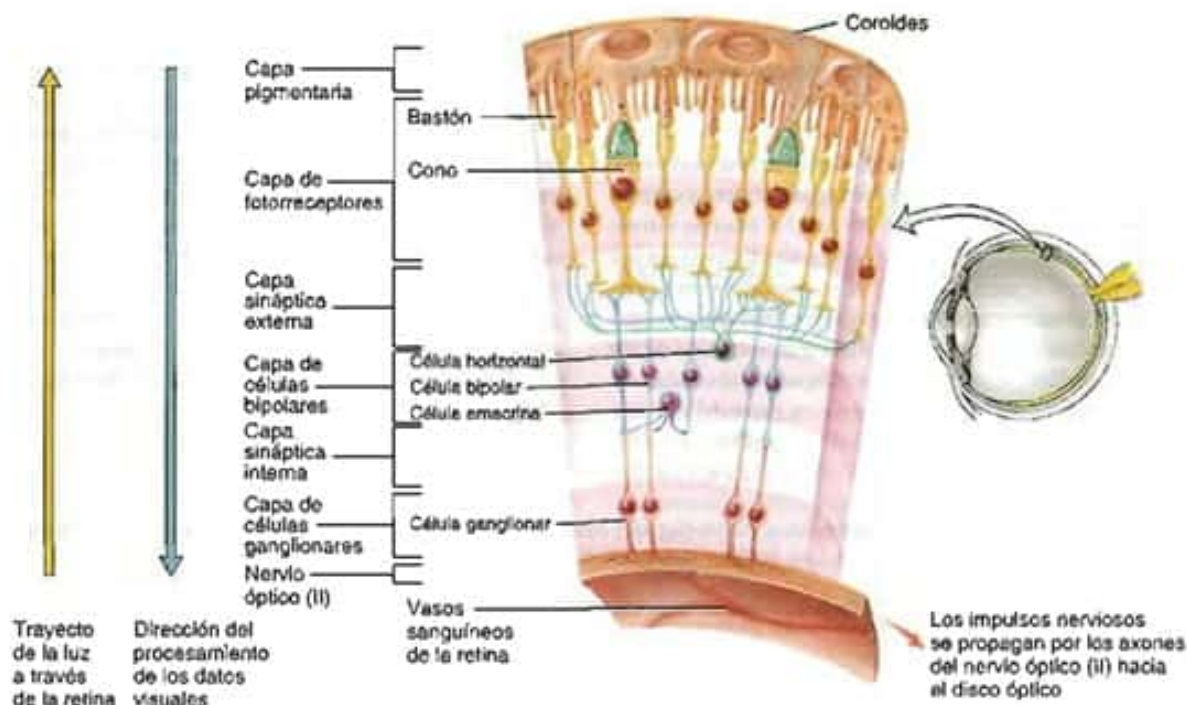
+

■

La **mácula lútea** (de *luteus*, amarillo) está en el centro exacto de la cara posterior de la retina, en el eje visual del ojo. La **fóvea central** (véase fig. 17-5 y 17-7), una pequeña depresión en el centro de la mácula lútea, contiene sólo conos. Además, las capas de células bipolares y ganglionares, que dispersan la luz en cierto grado, no cubren a los conos en esta zona; esas capas se desplazan hacia la periferia de la fóvea central. En consecuencia, la fóvea central es el área con la mayor **agudeza** o **resolución visual**. Una de las principales razones por la cual movemos la cabeza y los ojos mientras miramos algo es para que las imágenes de interés caigan en la fóvea

**Fig. 17-8 Estructura microscópica de la retina.** La flecha azul dirigida hacia abajo indica la dirección de las señales que pasan a través de la capa neural de la retina. En definitiva, los impulsos nerviosos se originan en las células ganglionares y se propagan a través de sus axones, los cuales forman el nervio óptico (II).

En la retina, las señales visuales pasan desde los fotorreceptores a las células bipolares y desde éstas a las células ganglionares.



¿Cuáles son los dos tipos de fotorreceptores? ¿Cómo se diferencian en cuanto a su función?

central, ¡como lo está haciendo para leer las palabras en esta oración! Los bastones están ausentes en la fovea central y son más abundantes en la periferia de la retina. Como la visión por los bastones es más sensible que la visión por los conos, se puede ver mejor un objeto tenue (como una estrella) si se lo mira ligeramente de lado en lugar de observarlo de frente.

### Degeneración macular relacionada con la edad

La **degeneración macular (DM)** es una afección de la retina que se presenta en personas mayores de 50 años. Las anomalías ocurren en la región de la mácula lútea, la cual suele ser la zona de mayor agudeza visual. Quienes padecen esta enfermedad en estadios avanzados mantienen su visión periférica, pero pierden la capacidad de ver directamente de frente. Por ejemplo, no pueden percibir los rasgos faciales de una persona que esté frente a ellos para poder identificarla.

En los mayores de 75 años, la DM es la principal causa de ceguera, afecta a 13 millones de estadounidenses, y es 2,5 veces más común en las personas que fuman 20 cigarrillos por día que en los no fumadores. Inicialmente, el paciente puede experimentar visión borrosa y distorsión del centro del campo visual. En la DM seca, la visión central disminuye en forma gradual porque la capa pigmentaria se atrofia y degenera. No hay tratamiento efectivo. Aproximada-

mente en el 10% de los casos, la DM seca progresa a DM "húmeda", en la cual vasos sanguíneos nuevos se forman en la coroides y exudan plasma o sangre por debajo de la retina. La pérdida de visión puede ser enlentecida con cirugía láser o destrucción de los vasos sanguíneos que exudan líquido. ■

### Cristalino

Detrás de la pupila y el iris, dentro de la cavidad del globo ocular, se encuentra el **cristalino** o lente (véase fig. 17-5). Las proteínas llamadas **crystalinas**, dispuestas como las catáfilas de una cebolla, forman el cristalino, el cual en su estado normal es perfectamente transparente y carece de vasos sanguíneos. Está rodeado de una cápsula de tejido conectivo claro y se mantiene en su posición gracias a fibras zonulares circulares, las cuales se unen a los procesos ciliares. El cristalino ayuda a enfocar la imagen en la retina para facilitar la visión nítida.

### Interior del globo ocular

El cristalino divide el interior del globo ocular en dos cavidades: la cavidad anterior y la cámara vítrea. La **cámara anterior** —el espacio anterior al cristalino— está constituido por dos cámaras. La **cámara anterior** se halla entre la córnea y el iris. La **cámara posterior** se halla por detrás del iris y frente a las fibras zonulares y el

crystalino (véase fig. 17-9). Tanto la cámara anterior como la posterior están llenas de **humor acuoso**, un líquido que nutre al cristalino y a la córnea. El humor acuoso se filtra constantemente fuera de los capilares sanguíneos en los procesos ciliares y entra en la cámara posterior. Luego fluye hacia adelante, entre el iris y el cristalino, a través de la pupila, y dentro de la cámara anterior. Desde la cámara anterior drena en el conducto de Schlemm y luego en la sangre. En condiciones normales, el humor acuoso se renueva por completo cada 90 minutos, aproximadamente.

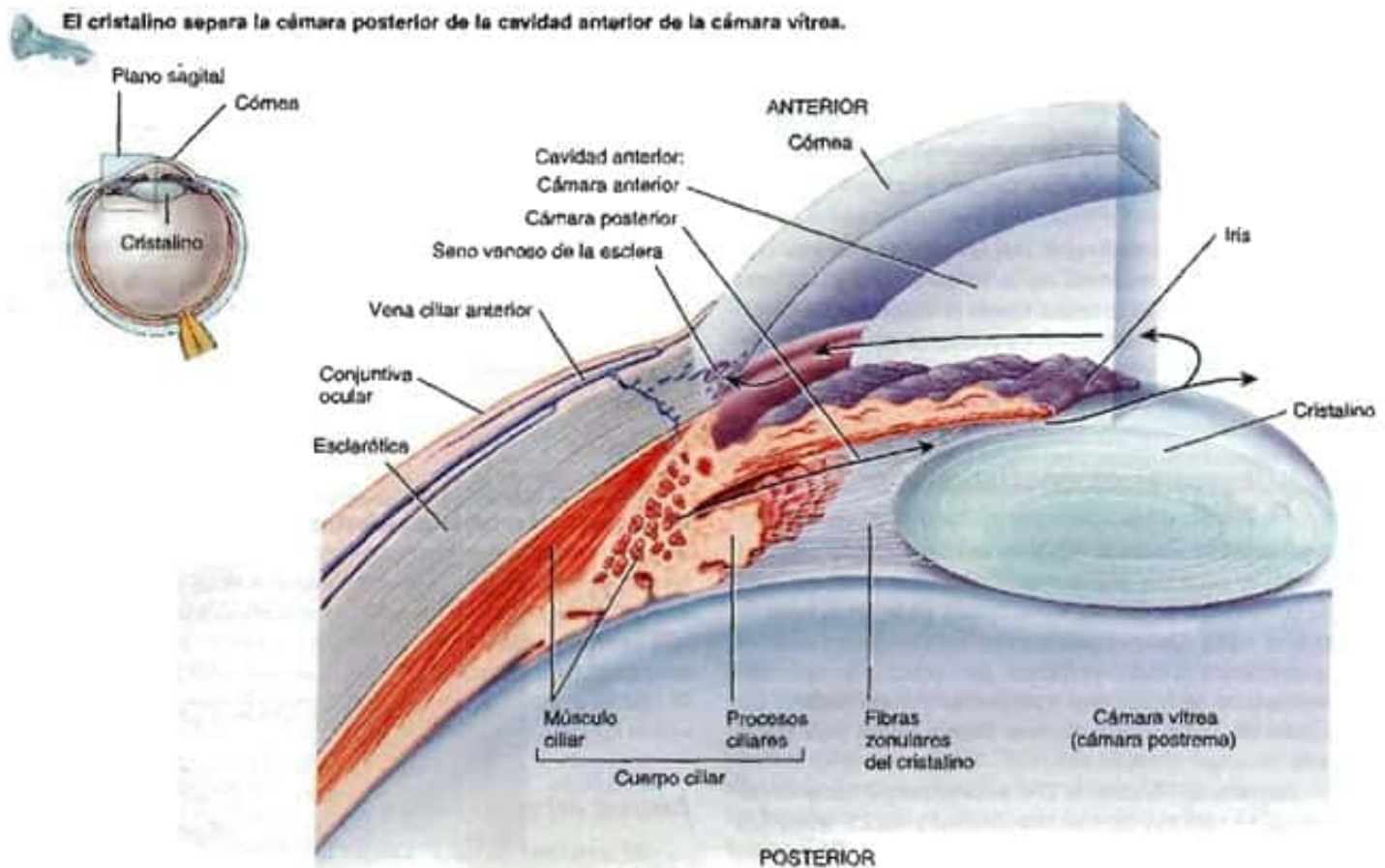
La segunda cavidad del globo ocular, más grande que la cavidad anterior, es la **cámara vítrea (cámara postrema)**, interpuesta entre el cristalino y la retina. Dentro de la cámara vítrea está el **cuerpo vítreo**, una sustancia gelatinosa que mantiene a la retina estirada contra la coroides y le da una superficie uniforme para la recepción de imágenes nítidas. A diferencia del humor acuoso, el cuerpo vítreo no se renueva en forma constante. Se forma durante la vida embrionaria y de ahí en adelante no se repone. El cuerpo vítreo también contiene células fagocíticas que eliminan los detritos y mantienen esta parte del ojo des-

pejada para que no haya impedimento en la visión. Ocasionalmente, se pueden acumular desechos que proyectan una sombra en la retina, creando la ilusión de manchas que se desplazan dentro y fuera del campo visual. Estas *moscas flotantes*, que son más comunes en las personas mayores, suelen ser inoñas y no requieren tratamiento. El **conducto hialoideo** es un canal angosto que corre a través del cuerpo vítreo desde el disco óptico hasta la superficie posterior del cristalino. En el feto está ocupado por la arteria hialoidea (véase fig. 17-23d).

La presión del ojo, llamada **presión intraocular**, se produce principalmente por el humor acuoso y en parte por el humor vítreo: suele rondar los 16 mm Hg (milímetros de mercurio). La presión intraocular mantiene la forma del globo ocular e impide que éste se colapse. Las heridas punzantes en el globo ocular pueden causar la pérdida de humor acuoso y de humor vítreo. Esto produce, en consecuencia, una disminución de la presión intraocular, el desprendimiento de retina y, en algunos casos, la ceguera.

En el **cuadro 17-1** se resumen las estructuras asociadas con el globo ocular.

**Fig. 17-9** El iris separa a las cámaras anterior y posterior del ojo. La sección se realizó a través de la porción anterior del globo ocular en la unión entre la córnea y la esclerótica. Las flechas indican la dirección del humor acuoso.



¿Dónde se produce el humor acuoso? ¿Cuál es su vía de circulación? ¿Dónde se drena desde el globo ocular?

jeto alcancen el mismo punto en ambas retinas. El término **convergencia** se aplica a este movimiento medial de los dos globos oculares que permite que ambos se dirijan hacia el objeto que está siendo observado, por ejemplo, al seguir con la vista un lápiz que se acerca a nuestros ojos. Cuanto más cercano esté un objeto, mayor será el grado de convergencia necesario para mantener la visión binocular. La acción coordinada de los músculos extrínsecos del ojo es la responsable de ocasionar esta convergencia.

## Fisiología de la visión

### Fotorreceptores y fotorreceptores

Los bastones y conos recibieron este nombre por el aspecto que tienen los *segmentos externos*—el extremo distal próximo a la capa pigmentada— de cada uno de estos fotorreceptores. Los segmentos externos de los bastones son cilíndricos o con forma de bastón; los de los conos son estrechos o con forma de cono (fig. 17-12). La transducción de la energía lumínica en un potencial receptor tiene lugar en el segmento externo tanto de los bastones como de los conos. Los fotorreceptores son proteínas integrales de la membrana plasmática de los segmentos externos. En los conos, la membrana plasmática se pliega sobre sí misma en forma de las tablas de una falda; en los bastones, los pliegues están separados de la membrana plasmática a manera de discos. El segmento externo de cada bastón contiene alrededor de 1 000 discos, apilados como si fuesen monedas en un envoltorio.

Los segmentos externos de los fotorreceptores se renuevan con una velocidad sorprendente. En los bastones, se añaden al segmento externo entre uno y tres discos nuevos por hora, mientras que los discos viejos se mueven hacia el extremo y son fagocitados por las células epiteliales pigmentarias. El *segmento interno* contiene el núcleo celular, el complejo de Golgi y muchas mitocondrias. En este extremo proximal, el fotorreceptor se expande en un terminal sináptico con forma de bulbo lleno de vesículas sinápticas.

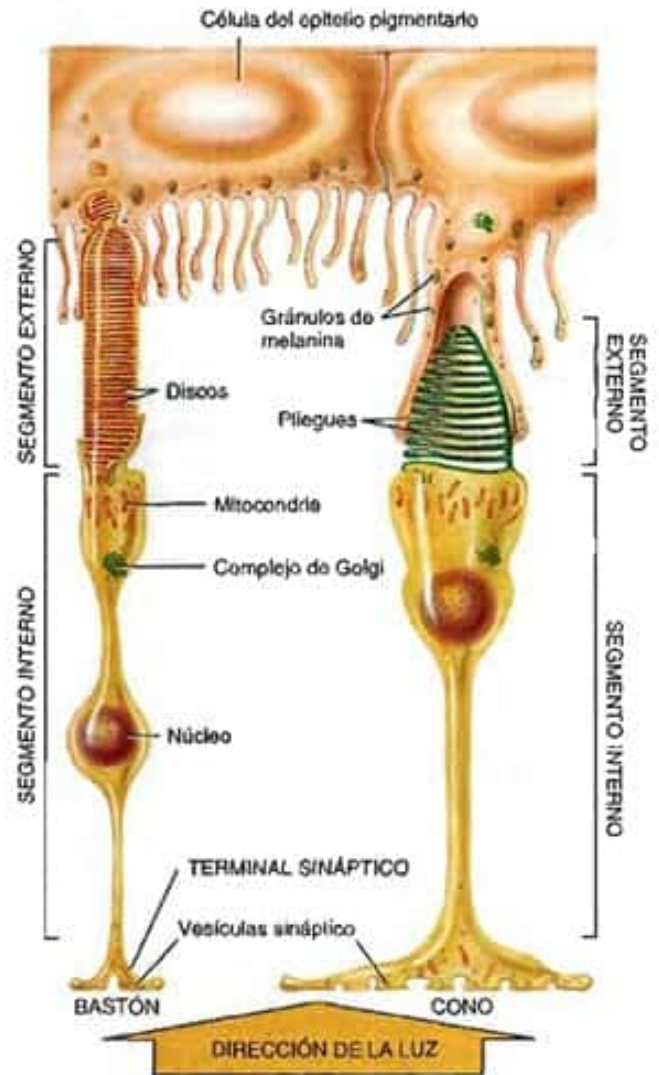
El primer paso en la transducción visual es la absorción de la luz por un **fotopigmento**, proteína coloreada que sufre cambios estructurales cuando absorbe la luz, en el segmento externo de un fotorreceptor. La absorción de la luz actúa como iniciador de los fenómenos que llevan a la producción de un potencial receptor. El único tipo de fotopigmento presente en los bastones es la **rodopsina** (rodo-, de *rhódon*, rosa, y -opsina, de *opsis*, visión). Existen tres tipos distintos de **fotopigmentos de los conos** en la retina, uno en cada uno de los tres tipos de conos. La visión cromática resulta de la activación diferencial de distintos fotopigmentos de los conos por los diferentes colores de la luz.

Todos los fotopigmentos asociados con la visión constan de dos partes: una glucoproteína conocida como **opsina** y un derivado de la vitamina A llamado **retinal**. Los derivados de la vitamina A se forman a partir del caroteno, el pigmento vegetal que le confiere a la zanahoria su color anaranjado. Una visión adecuada depende de la ingesta apropiada de vegetales ricos en carotenos como la zanahoria, la espinaca, el brócoli y la calabaza, o **alimentos que contengan vitamina A**, como el hígado.

El retinal es la parte que absorbe la luz en todos los fotopigmentos. En la retina humana hay cuatro tipos de opsinas, tres en los conos y una en los bastones (rodopsina). Las pequeñas variaciones en

**Fig. 17-12 Estructura de los conos y bastones fotorreceptores.** Los segmentos internos contienen la maquinaria metabólica para la síntesis de los fotopigmentos y la producción de ATP. Los fotopigmentos están en el interior de los discos o pliegues de la membrana de los segmentos externos. Se forman nuevos discos en los bastones y nuevos pliegues en los conos a nivel de la base del segmento externo. Las células del epitelio pigmentario fagocitan los discos y pliegues viejos que sobresalen del extremo distal del segmento externo.

La transducción de la energía lumínica en un receptor potencial se produce en el segmento externo de los conos y bastones.



¿Cuáles son las similitudes funcionales entre los conos y bastones?

las secuencias aminoacídicas de las opsinas les permiten a los bastones y conos absorber diferentes colores (longitudes de onda) de la luz entrante.

Los fotopigmentos responden a la luz con los siguientes procesos cíclicos (fig. 17-13):

- 1 En la oscuridad, el retinal toma una forma curvada, llamada *cis*-retinal, la cual encaja dentro de la porción de opsina del fotorreceptor. Cuando el *cis*-retinal absorbe un fotón de luz, se endereza y adopta la configuración llamada *trans*-retinal. Esta conversión *cis-trans* se denomina **isomerización** y es el primer paso en la transducción visual. Después que el retinal se isomeriza, se forman y desaparecen varios intermediarios químicos inestables. Esos cambios químicos llevan a la producción de un potencial receptor (véase fig. 17-14).
- 2 Aproximadamente en un minuto, el *trans*-retinal se separa por completo de la opsina. El producto final es incoloro, de modo que esta parte del ciclo se denomina **blanqueamiento** del fotorreceptor.
- 3 La enzima **retinal isomerasa** convierte al *trans*-retinal nuevamente en *cis*-retinal.
- 4 El *cis*-retinal puede ahora unirse de nuevo a una opsina y se reconstituye un fotorreceptor funcional. Esta parte del ciclo —la nueva síntesis del fotorreceptor— se llama **regeneración**.

La capa pigmentada de la retina adyacente a los fotorreceptores almacena gran cantidad de vitamina A y contribuye al proceso de regeneración en los bastones. El grado de regeneración de la rodopsina disminuye drásticamente si la retina se desprende de la capa pigmentada. Los fotorreceptores de los conos se regeneran mucho más rápido que la rodopsina en los bastones y son menos dependientes de la capa pigmentada. Después del blanqueamiento completo, la regeneración de la mitad de la rodopsina tarda 5 minutos; la mitad de los fotorreceptores de los conos se regenera sólo en 90 segundos. La regeneración completa de la rodopsina blanqueada toma entre 30 y 40 minutos.

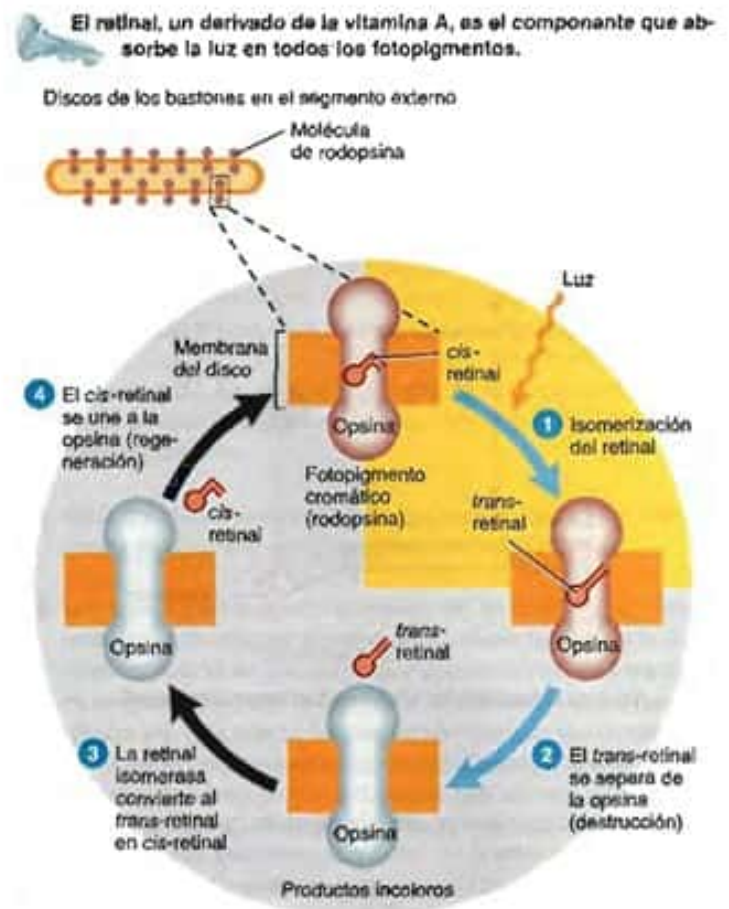
### Adaptación a la luz y a la oscuridad

Cuando se sale de un ambiente oscuro (p. ej., un túnel) hacia la luz del día, se produce una **adaptación a la luz**: el sistema visual se ajusta en segundos al ambiente más iluminado por la disminución de su sensibilidad. Por otra parte, cuando se ingresa en un ambiente oscuro, como un teatro, el sistema visual experimenta una **adaptación a la oscuridad**: su sensibilidad aumenta lentamente durante varios minutos. Los cambios que se producen en la sensibilidad a la luz durante la adaptación a la claridad y a la oscuridad dependen en parte (aunque no completamente) de las diferencias en los índices de blanqueamiento y regeneración de los fotorreceptores en los bastones y conos.

A medida que aumentan los niveles de luz, se blanquean cada vez más fotorreceptores. Sin embargo, mientras la luz blanquea algunos fotorreceptores, otros están siendo regenerados. Con la luz del día, la regeneración de la rodopsina no puede compensar el proceso de blanqueo, por lo cual los bastones contribuyen poco a la visión diurna. En contraste, los fotorreceptores de los conos se regeneran lo suficientemente rápido como para que siempre haya algo de la forma *cis*, incluso con luz muy intensa.

Si los niveles de luz decrecen en forma abrupta, la sensibilidad aumenta rápidamente al principio y después con más lentitud. En la

**Fig. 17-13** Destrucción y regeneración cíclicas del fotorreceptor. Las flechas azules indican los pasos de la destrucción; las flechas negras indican los pasos de la regeneración.



¿Cómo se denomina la conversión del *cis*-retinal en *trans*-retinal?

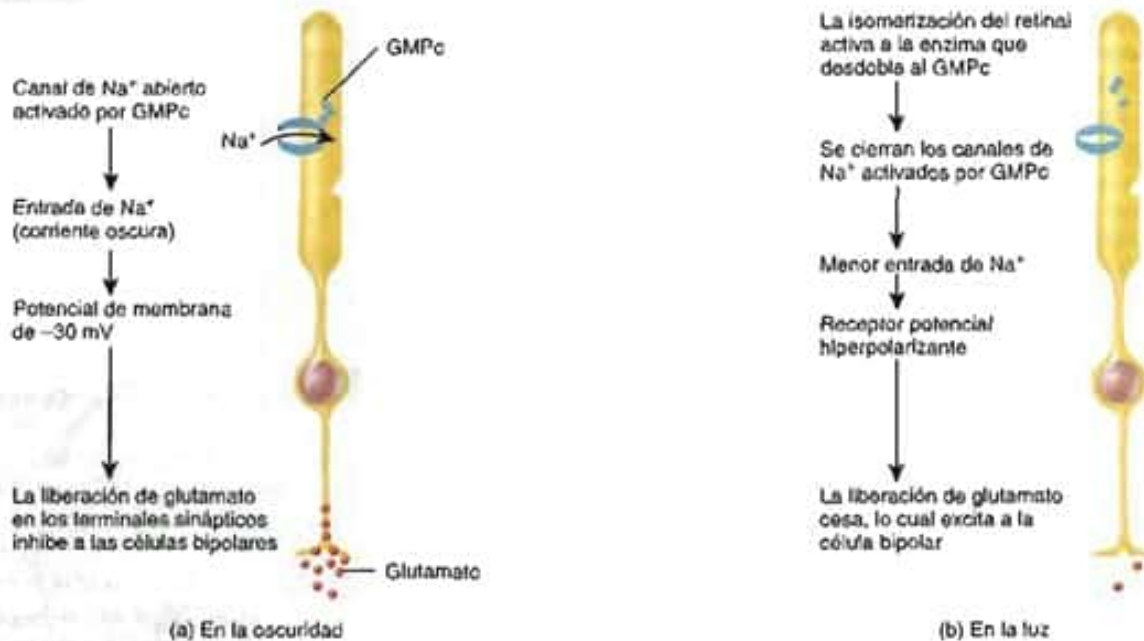
oscuridad total, la regeneración completa de los fotorreceptores de los conos ocurre en los 8 primeros minutos de la adaptación a la oscuridad. Durante este lapso, un destello de luz de valor umbral (apenas perceptible) se ve como si tuviese color. La rodopsina se regenera más lentamente y la sensibilidad visual aumenta hasta que incluso un único fotón (la unidad más pequeña de luz) puede detectarse. En esa situación, aunque es posible percibir luz mucho más tenue, los destellos umbrales aparecen como blanco-grisáceos, sea cual fuere su color. Con niveles muy bajos de luz, como el de las estrellas, los objetos aparecen en tono de grises ya que solamente funcionan los bastones.

### Liberación de neurotransmisores por los fotorreceptores

Como se mencionó, la absorción de la luz y la isomerización del retinal inician los cambios químicos en los segmentos externos de los fotorreceptores que conducen a la producción de un potencial receptor. Sin embargo, para comprender cómo se genera el potencial re-

**Fig. 17-14** Funcionamiento de los bastones fotorreceptores.

La luz genera un potencial receptor hiperpolarizante en los fotorreceptores y reduce la liberación de un neurotransmisor inhibitorio (glutamato).



¿Cuál es la función del GMPc en los fotorreceptores?

ceptor, se debe examinar primero la forma en la cual operan los fotorreceptores en ausencia de luz. En la oscuridad, los iones de sodio (Na<sup>+</sup>) fluyen dentro de los segmentos externos de los fotorreceptores a través de canales de Na<sup>+</sup> regulados por ligando (fig. 17-14a). El ligando que mantiene estos canales abiertos es el GMP cíclico (guanosinmonofosfato) o GMPc. El ingreso de Na<sup>+</sup>, denominado "corriente oscura", causa una despolarización parcial del fotorreceptor. En consecuencia, en la oscuridad el potencial de membrana de un fotorreceptor es de alrededor de -30 mV. Esto es mucho más cercano a cero que el potencial típico de membrana de una neurona en reposo, que es de -70 mV. La despolarización parcial durante la oscuridad desencadena en los terminales sinápticos la liberación constante de neurotransmisor. El neurotransmisor de los bastones, y tal vez de los conos, es el aminoácido glutamato (ácido glutámico). En las sinapsis entre los bastones y algunas células bipolares, el glutamato actúa como un neurotransmisor inhibitorio: genera potenciales postsinápticos inhibitorios (PIPS) que hiperpolarizan a las células bipolares y evitan que éstas envíen señales hacia las células ganglionares.

Cuando la luz alcanza la retina y el *cis*-retinal sufre la isomerización, se activan enzimas que desdoblan GMPc. Como resultado, algunos canales de Na<sup>+</sup> regulados por GMPc se cierran, la corriente de entrada de Na<sup>+</sup> disminuye y el potencial de membrana se hace más negativo y se aproxima a los -70 mV (fig. 17-14b). Esta secuencia de procesos lleva a la formación de un potencial receptor hiperpolarizante que reduce la liberación de glutamato. La luz tenue da origen a potenciales receptores que detienen parcialmente la liberación de glutamato; la luz más brillante obtiene potenciales receptores

más importantes y prolongados que interrumpen en mayor grado la liberación del neurotransmisor. De esta forma, ¡la luz excita a las células bipolares que hacen sinapsis con los bastones mediante la interrupción de la liberación de un neurotransmisor inhibitorio! La célula bipolar estimula luego a las células ganglionares para desencadenar potenciales de acción en sus axones.



### Daltonismo y ceguera nocturna

La mayor parte de las formas de daltonismo, incapacidad hereditaria para distinguir entre ciertos colores, es el resultado de la ausencia o déficit de uno de los tres tipos de conos. La más común es la ceguera a los colores rojo y verde, en la cual faltan los conos rojos o verdes. En consecuencia, la persona no puede distinguir entre el rojo y el verde. La deficiencia prolongada de vitamina A y los bajos niveles resultantes de rodopsina pueden causar ceguera nocturna, la incapacidad para ver bien con bajos niveles de iluminación. ■

### La vía visual

Las señales visuales en la retina sufren un procesamiento considerable en las sinapsis entre varios tipos de neuronas (células horizontales, células bipolares y células amacriñas, véase fig. 17-8). Luego, los axones de las células ganglionares de la retina que constituyen el nervio óptico (II nervio craneal), abandonan el globo ocular y permiten la salida de la información visual desde la retina hacia el cerebro.



## Procesamiento de la información visual en la retina

Dentro de la retina, ciertas características de la información visual son realizadas, mientras que otras pueden ser descartadas. La información proveniente de varias células puede converger hacia una cantidad menor de neuronas postsinápticas o divergir hacia un número mayor. En conjunto, predomina la convergencia: mientras que solamente hay 1 millón de células ganglionares, existen 126 millones de fotorreceptores en el ojo humano.

Una vez que se generan los potenciales receptores en el segmento externo de los bastones y conos, se propagan a través de los segmentos internos hacia los terminales sinápticos. Las moléculas neurotransmisoras liberadas por los bastones y conos inducen potenciales locales graduados tanto en las células bipolares como en las células horizontales. Entre 6 y 600 bastones hacen sinapsis con una sola célula bipolar en la capa sináptica externa de la retina; un cono suele hacer sinapsis con una sola célula bipolar. La convergencia de muchos bastones hacia una sola célula bipolar incrementa la sensibilidad a la luz pero distorsiona ligeramente la imagen percibida. La visión de los conos, aunque menos sensible, es más nítida a causa de la sinapsis uno a uno entre cada cono y su célula bipolar. La estimulación de los bastones mediante la luz excita a las células bipolares; las células bipolares de los conos, en cambio, pueden excitarse o inhibirse cuando son iluminados.

Las células horizontales transmiten señales inhibitorias a las células bipolares de las áreas laterales de los conos y bastones excitados. Esta inhibición lateral resalta los contrastes en la escena visual entre las áreas de la retina que están intensamente estimuladas y las áreas adyacentes estimuladas en forma débil. Las células horizontales también contribuyen a la diferenciación de los colores. Las células amacrinas, que son excitadas por las células bipolares, hacen sinapsis con células ganglionares y les transmiten información que señala los cambios en los niveles de iluminación de la retina. Cuando una célula bipolar o amacrina le transmite señales excitatorias a las células ganglionares, éstas se despolarizan e inician el impulso nervioso.

## Vía visual y campos visuales

Los axones dentro del nervio óptico pasan a través del **quiasma óptico**, el punto en el que se cruzan los nervios ópticos (fig. 17-15a y b). Algunos axones pasan al lado opuesto, otros no. Después de atravesar el quiasma óptico, los axones, que ahora forman parte del **tracto óptico**, entran en el cerebro y arriban al cuerpo geniculado lateral del tálamo. En éste hacen sinapsis con neuronas cuyos axones forman las **radiaciones ópticas**, las cuales se proyectan a las áreas visuales primarias en los lóbulos occipitales de la corteza cerebral (área 17 en la fig. 14-15) y de esta manera comienza la percepción visual.

Todo lo que puede verse con un ojo constituye su **campo visual**. Como se mencionó, puesto que los ojos se localizan en la parte anterior de la cabeza, los campos visuales se superponen en forma considerable (fig. 17-15b). Tenemos visión binocular a causa de la extensa región donde los campos visuales de los dos ojos se superponen, el **campo de visión binocular**. El campo visual de cada ojo se divide en dos regiones: la **mitad nasal** o central y la **mitad temporal** o **periférica** (figs. 17-15c y d). En cada ojo, los rayos de luz provenientes de un objeto situado en la mitad nasal del campo visual alcanzan la mitad temporal de la retina, y los rayos de luz provenien-

tes de un objeto en la mitad temporal del campo visual alcanzan la mitad nasal de la retina. La información visual que se origina en la mitad *derecha* de cada campo visual converge en el sector *izquierdo* del cerebro, y la información visual que se origina en la mitad *izquierda* de cada campo visual converge en el sector *derecho* del cerebro, como se indica a continuación (figs. 17-15c y d):

- 1 Los axones de todas las células ganglionares retinianas de un ojo abandonan el globo ocular a través del disco óptico (papila) y forman el nervio óptico de ese lado.
- 2 En el quiasma óptico, los axones originarios de la mitad temporal de cada retina no se entrecruzan y continúan directamente hacia el cuerpo geniculado lateral del tálamo homolateral.
- 3 Por otro lado, los axones originados en la mitad nasal de cada retina se entrecruzan en el quiasma óptico y se dirigen hacia el tálamo opuesto.
- 4 Cada tracto óptico está formado por axones cruzados y directos que se proyectan desde el quiasma hacia el tálamo.
- 5 Los ramos colaterales de los axones de las células ganglionares retinianas se proyectan al mesencéfalo, donde forman parte de los circuitos nerviosos que gobiernan la constricción de las pupilas en respuesta a la luz y la coordinación de los movimientos oculares con los de la cabeza. Los colaterales también se extienden hacia el núcleo supraquiasmático del hipotálamo, que establece los patrones de sueño y otras actividades que ocurren con un ritmo circadiano o diario en respuesta a los períodos de luz y oscuridad.
- 6 Los axones de las neuronas talámicas forman las radiaciones ópticas a medida que se proyectan desde el tálamo hacia el área visual primaria en la corteza cerebral homolateral.

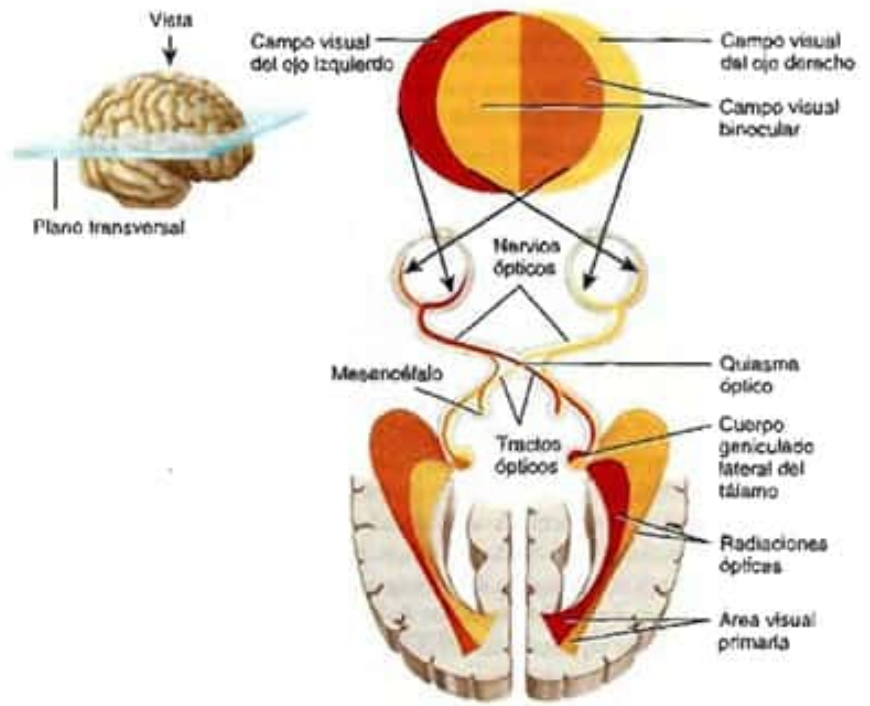
Aunque describimos la vía visual como una vía única, se cree que las señales visuales son procesadas al menos por tres sistemas separados en la corteza cerebral, cada uno con una función propia. Un sistema procesa la información relacionada con la forma de los objetos, otro procesa la información concerniente al color de los objetos y un tercer sistema la información referente al movimiento, localización y organización en el espacio.

## ► PREGUNTAS DE REVISIÓN

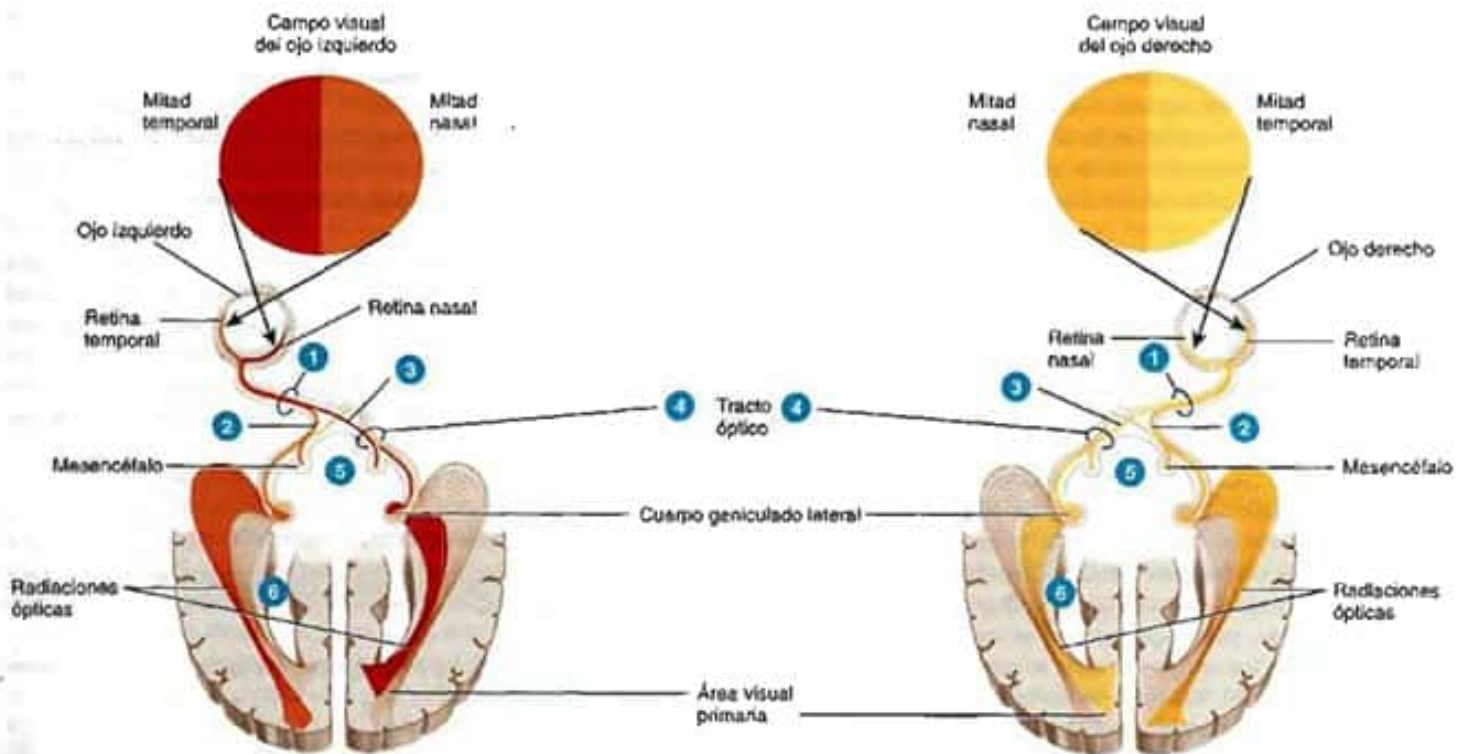
6. ¿Cuál es la función del aparato lagrimal?
7. ¿Qué tipos de células forman la capa neural y la capa pigmentaria de la retina?
8. ¿Cómo responden los fotorreceptores a la luz? ¿Cómo se recuperan en la oscuridad?
9. ¿Cómo se originan los potenciales receptores en los fotorreceptores?
10. ¿Qué vía utilizaría un impulso nervioso generado por la imagen de un objeto en la mitad nasal del campo visual del ojo izquierdo para alcanzar el área visual primaria de la corteza?



(a) Vista inferior



(b) Vista superior de un corte transversal de los globos oculares y el cerebro



(c) Ojo izquierdo y sus vías

(d) Ojo derecho y sus vías

¿Qué lado de la retina es estimulado por los rayos de luz provenientes de un objeto en el lado temporal del campo visual?

**Fig. 17-15** La vía visual. (a) Disección parcial del cerebro que pone de manifiesto las radiaciones ópticas (axones que se extienden desde el tálamo hasta el lóbulo occipital). (b) Un objeto en el campo de visión binocular puede ser visto por ambos ojos. En (c) y (d) se advierte que la información proveniente del lado derecho del campo visual de cada ojo se proyecta al lado izquierdo del cerebro, y la información proveniente del lado izquierdo del campo visual de cada ojo se proyecta al lado derecho del cerebro.

Los axones de las células ganglionares en la mitad temporal de cada retina se extienden hasta el tálamo homolateral; los axones de las células ganglionares en la mitad nasal de cada retina se extienden hasta el tálamo contralateral. (¿En qué mitad de la retina inciden los rayos luminosos de un objeto situado en la mitad temporal del campo visual?)



## OÍDO Y EQUILIBRIO

### ▶ OBJETIVOS

Describir la anatomía de las estructuras en las tres regiones principales del oído.

Enumerar los fenómenos principales en la fisiología de la audición.

Identificar los órganos receptores del equilibrio y describir cómo funcionan.

Describir las vías auditivas y del equilibrio.

El oído es una maravilla de la ingeniería porque sus receptores sensitivos pueden convertir vibraciones sonoras con amplitudes tan pequeñas como el diámetro de un átomo de oro (0,3 nm) en señales eléctricas hasta 1 000 veces más rápidamente que la velocidad con la cual los fotorreceptores pueden responder a la luz. Además de los receptores para las ondas sonoras, el oído también contiene receptores para el equilibrio.

### Anatomía del oído

El oído se divide en tres regiones principales: el oído externo, que recoge las ondas sonoras y las canaliza hacia el interior; el oído medio, que transmite las vibraciones sonoras a la ventana oval; y el oído interno, que aloja los receptores de la audición y el equilibrio.

#### Oído externo

El oído externo consiste en el pabellón auricular, el conducto auditivo externo y el tímpano (fig. 17-16). El pabellón auricular es un colgajo de cartilago elástico que tiene una forma similar al extremo más ancho de una trompeta y que está cubierto por piel. El borde del pabellón auricular se denomina **hélix**; la porción inferior es el **lóbulo**. El pabellón auricular está unido a la cabeza por ligamentos y músculos. El **conducto (meato) auditivo externo** es un conducto curvado de alrededor de 2,5 cm de largo que se encuentra en el hueso temporal y se extiende desde el pabellón auricular hasta el tímpano.

El **tímpano** o **membrana timpánica** es un tabique fino y semi-transparente interpuesto entre el conducto auditivo externo y el oído medio. La membrana del tímpano está cubierta por epidermis y revestida por epitelio plano simple. Entre las capas epiteliales hay tejido conectivo compuesto por colágeno, fibras elásticas y fibroblastos. La ruptura de la membrana del tímpano se denomina **perforación timpánica**. Se puede producir por la presión ejercida por un hisopo de algodón, un traumatismo o una infección en el oído medio, y generalmente se cura en un mes. La membrana timpánica puede examinarse directamente con el **otoscopio** (oto-, de *oútis*, oído, y -copio, de *skopéin*, examinar); instrumento que ilumina y aumenta la imagen del conducto auditivo externo y la membrana timpánica.

Cerca de su orificio externo, el conducto auditivo contiene algunos pelos y glándulas sudoríparas especializadas, las **glándulas cerumíneas**, que secretan la cera del oído o **cerumen**. La combinación de pelos y cerumen ayuda a impedir el ingreso de polvo y cuerpos extraños en el oído. El cerumen generalmente se seca y cae fuera del conducto auditivo. Sin embargo, algunas personas producen grandes cantidades de cerumen, el cual puede compactarse y amortiguar los sonidos. El tratamiento para el cerumen impactado (**tapón de cera**) consiste en irrigar el oído en forma periódica o la extracción del tapón con un objeto romo por personal médico entrenado.

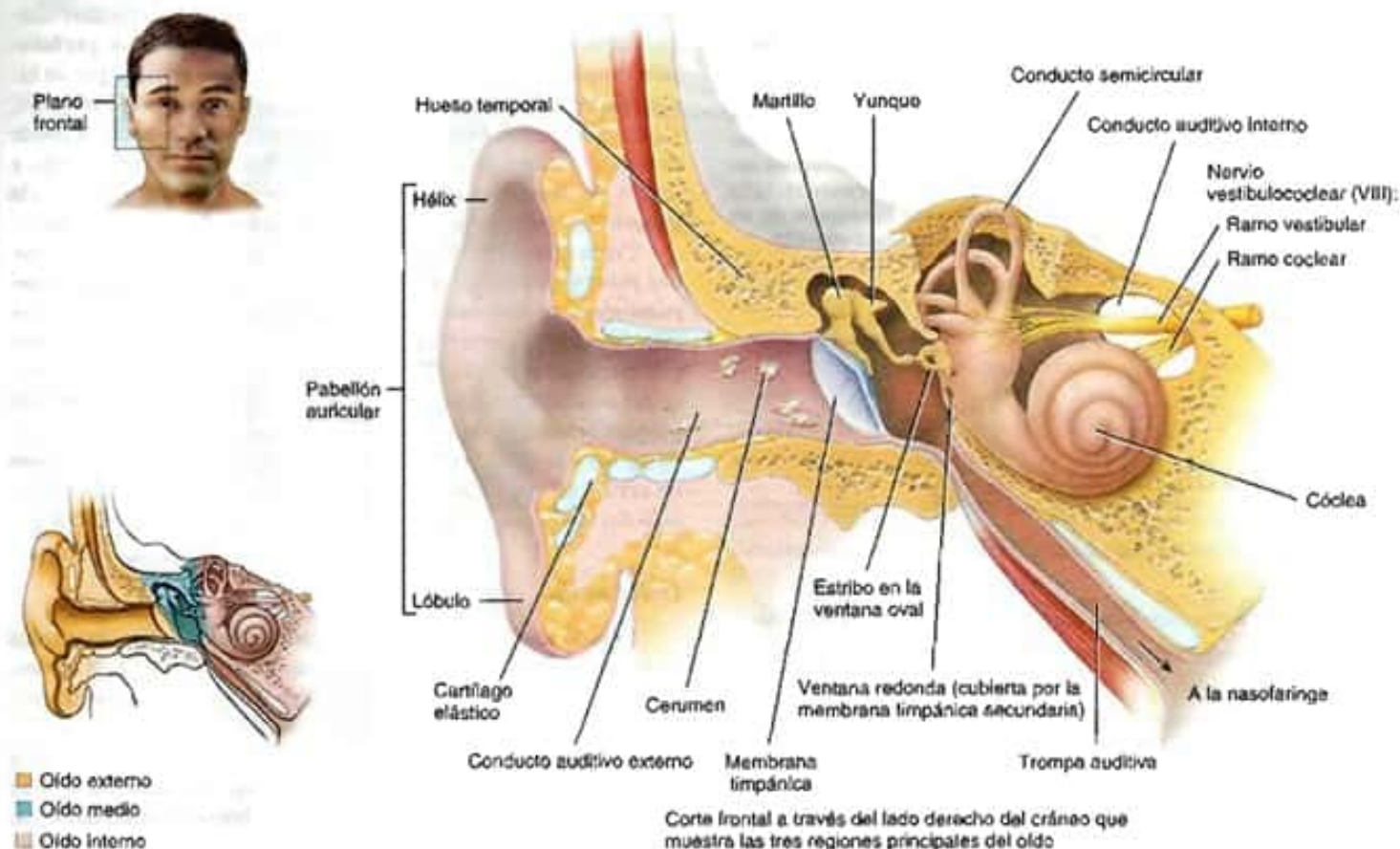
#### Oído medio

El oído medio es una pequeña cavidad llena de aire, localizada en el hueso temporal y cubierta por epitelio (fig. 17-17). Está separado del oído externo por la membrana timpánica y del oído interno por un tabique óseo delgado que contiene dos orificios pequeños: la ventana oval (vestibular) y la ventana redonda (coclear). Extendiéndose a través del oído medio y adheridos a éste por ligamentos, se encuentran los tres huesos más pequeños del cuerpo, los **huesecillos del oído**, que se conectan por articulaciones sinoviales. Estos huesos se denominan, por su forma, **martillo**, **yunque** y **estribo**. El manubrio (mango) del **martillo** se adhiere a la superficie interna de la membrana timpánica. La cabeza del martillo se articula con el cuerpo del yunque. El **yunque**, interpuesto entre los otros dos, se articula con la cabeza del **estribo**. La base o platina del estribo encaja dentro de la **ventana oval**. Directamente debajo de la ventana oval hay otro orificio, la **ventana redonda**, rodeado por la **membrana timpánica secundaria**.

Además de los ligamentos, dos pequeños músculos esqueléticos también se adhieren a los huesecillos (fig. 17-17). El **músculo tensor del tímpano**, inervado por el ramo mandibular del nervio trigémino (V nervio craneal), limita los movimientos y aumenta la tensión de la membrana timpánica para evitar que se produzcan daños en el oído interno por los ruidos fuertes. El **músculo estapedio** o **del estribo**, inervado por el nervio facial (VII), es el músculo esquelético más pequeño del cuerpo humano. Atenúa las vibraciones muy pronunciadas que se producen en el estribo por los ruidos de gran intensidad y protege de esta forma a la ventana oval, pero también disminuyendo la sensibilidad auditiva. Por tal razón, la parálisis del músculo estapedio se asocia con **hiperacusia** (audición anormalmente sensible). Dado que a los músculos tensor del tímpano y estapedio demoran una fracción de segundo en contraerse, pueden proteger al oído interno de ruidos fuertes prolongados, pero no de los que son súbitos, como el disparo de un arma de fuego.

Fig. 17-16 Anatomía del oído.

El oído tiene tres regiones principales: el oído externo, el oído medio y el oído interno.



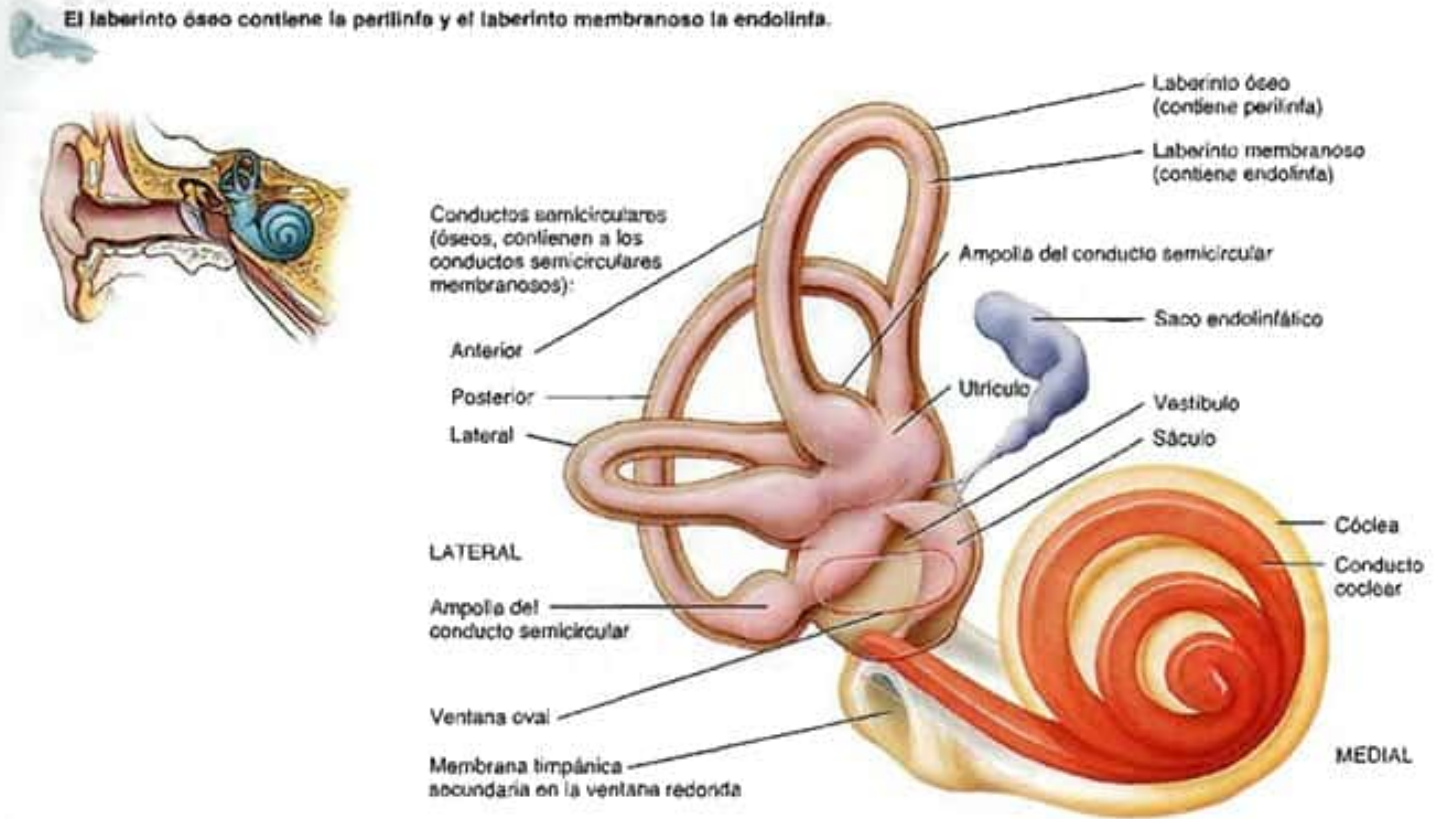
¿A qué estructura del oído externo se fija el martillo situado en el oído medio?

La pared anterior del oído interno contiene una abertura que conduce directamente hacia la **trompa auditiva (faringotimpánica)**, comúnmente conocida como **trompa de Eustaquio**. La trompa de Eustaquio, constituida tanto por hueso como por cartilago hialino, conecta el oído medio con la nasofaringe (porción superior de la garganta). En condiciones normales permanece cerrada por su extremo interno (faríngeo). Durante la deglución y el bostezo, el conducto se abre y permite que el aire pueda salir del oído medio o entrar en éste hasta que su presión se equilibre con la presión atmosférica. Casi todos nosotros hemos percibido una especie de chasquido cuando las presiones se igualan. Cuando las presiones están equilibradas, la membrana del tímpano vibra libremente en respuesta a las ondas sonoras que la alcanzan. Si las presiones no se igualan, se puede producir un dolor intenso, dificultades en la audición, zumbidos en el oído y vértigo. La trompa auditiva también es una vía que pueden utilizar diferentes microorganismos patógenos para desplazarse desde la nariz y la garganta hasta el oído medio, donde causan el tipo más frecuente de infección del oído (véase Otitis media al final del capítulo).

### Oído interno

El oído interno también se denomina **laberinto** por su complicada serie de conductos (fig. 17-18). Estructuralmente consiste en dos divisiones principales: un laberinto óseo externo que envuelve a un laberinto membranoso interno. El **laberinto óseo** está constituido por cavidades en el hueso temporal divididas en tres áreas: 1) conductos semicirculares, 2) vestíbulo, que contienen receptores para el equilibrio, y 3) la cóclea, que contiene receptores para la audición. El laberinto óseo está revestido por periostio y encierra a la **perilinf**a. Este líquido, que tiene una composición química similar a la del líquido cefalorraquídeo, rodea al **laberinto membranoso**, una sucesión de sacos y conductos dentro del laberinto óseo con la misma forma de éste. El laberinto membranoso está revestido por epitelio y contiene a la **endolinfa**. El nivel de iones de potasio ( $K^+$ ) en la endolinfa es desusadamente alto para un líquido extracelular y desempeña un papel importante en la generación de las señales auditivas (véase más adelante).

**Fig. 17-18 Oído interno derecho.** (Se representa al del lado derecho.) La superficie externa, de color celeste, es parte del laberinto óseo; las estructuras internas, de color rosado, forman el laberinto membranoso.



¿Qué nombre reciben los dos sacos que se encuentran en el laberinto membranoso del vestíbulo?

Tanto la rama vestibular como la rama timpánica forman parte del laberinto óseo de la cóclea; en consecuencia, estas cámaras están repletas de perilinfa. Las rampas vestibular y timpánica se hallan completamente separadas entre sí, excepto por una abertura en el vértice de la cóclea, el helicotrema (fig. 17-19b). La cóclea se continúa con la pared del vestíbulo, dentro del cual se abre la rama vestibular. La perilinfa en el vestíbulo es continua con la de la rama vestibular.

La membrana vestibular separa al conducto coclear de la rama vestibular y la membrana basilar lo separa de la rama timpánica. Sobre la membrana basilar descansa el órgano espiral u órgano de Corti (figs. 17-19c y d). El órgano espiral es una lámina enrollada de células epiteliales, con células de sostén y alrededor de 16 000 células ciliadas, que son los receptores de la audición. Hay dos grupos de células ciliadas: las células ciliadas internas están distribuidas en una sola hilera, mientras que las células ciliadas externas se disponen en tres hileras. En la parte apical de cada célula ciliada hay un haz de cilias, constituida por 30 a 100 estereocilias que se extienden dentro de la endolinfa del conducto coclear. A pesar de su nombre, las estereocilias son en realidad microvellosidades largas, parecidas a un pelo, que se distribuyen en varias hileras de diferente altura.

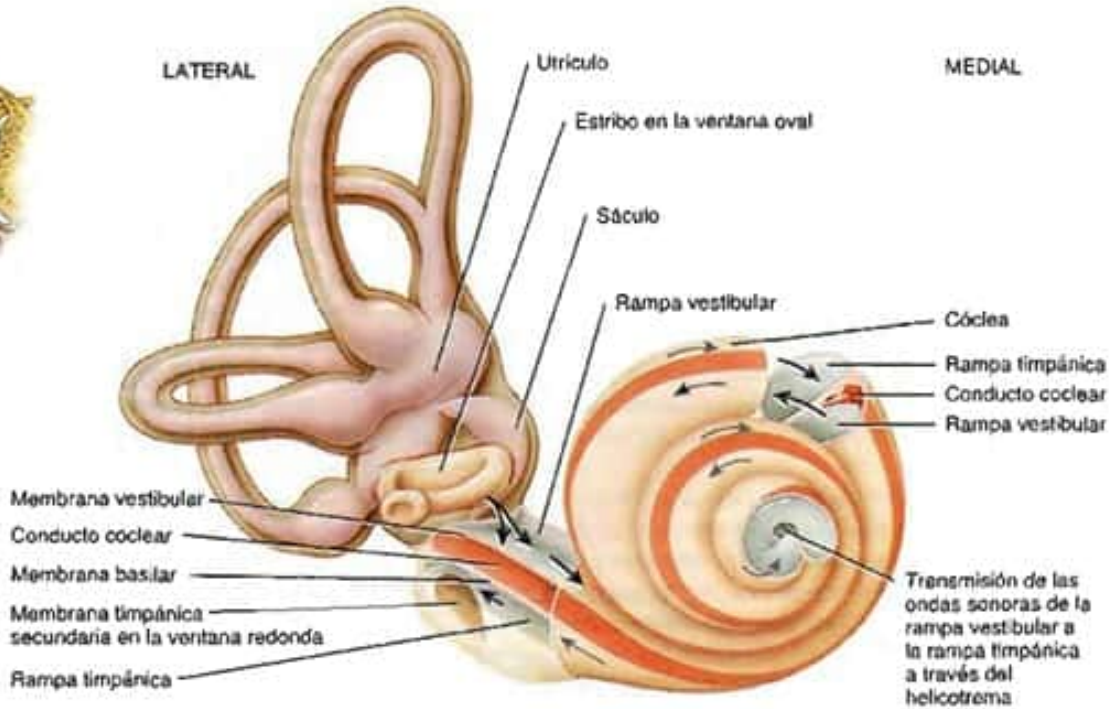
En sus extremos basales, tanto las células ciliadas internas como las externas hacen sinapsis con neuronas sensitivas de primer orden y con neuronas eferentes del ramo coclear del nervio vestibulococlear (VIII). Los cuerpos celulares de las neuronas sensitivas se localizan en el ganglio espiral (figs. 17-19b y c). A pesar de que la relación numérica entre las células ciliadas externas e internas es de 3 a 1, las células ciliadas internas hacen sinapsis con el 90 al 95% de las neuronas sensitivas de primer orden en el nervio coclear que retransmiten la información auditiva al cerebro. En contraste, el 90% de las neuronas motoras del nervio coclear hacen sinapsis con las células ciliadas externas. La membrana tectoria (de *tectum*, techo, cubierta), una membrana gelatinosa y flexible, cubre a las células ciliadas del órgano espiral (fig. 17-19d).

### Naturaleza de las ondas sonoras

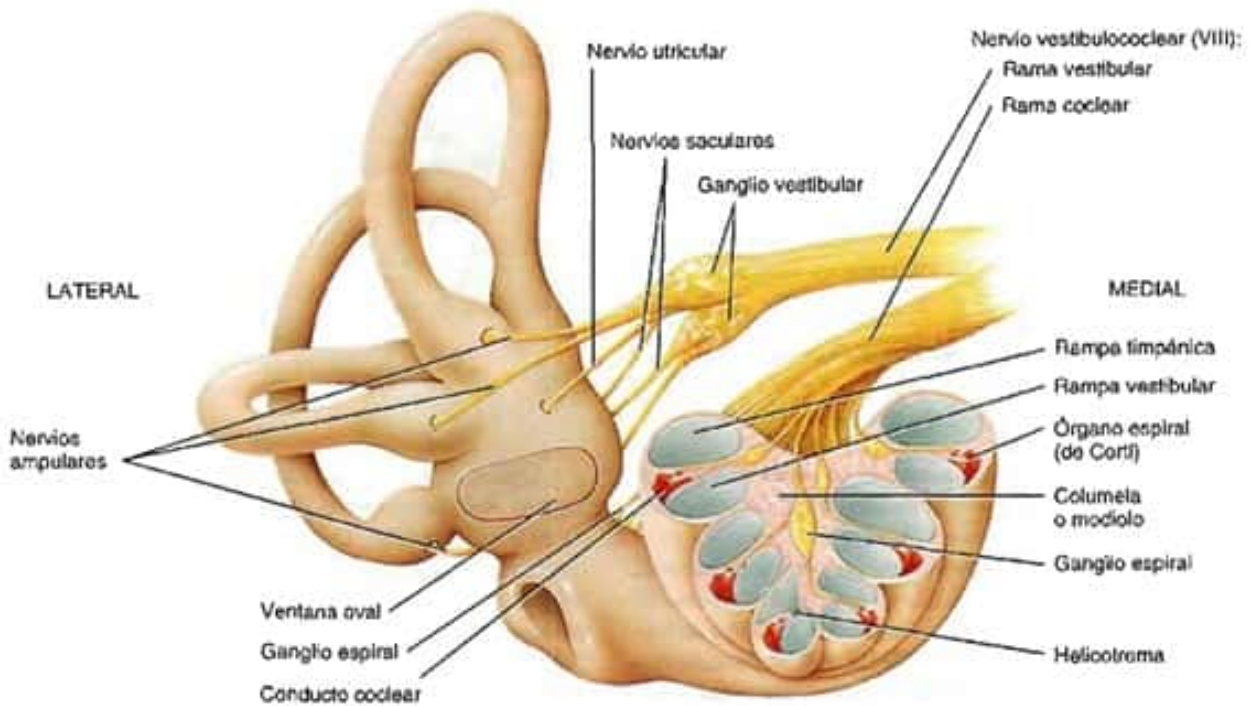
Para poder entender la fisiología de la audición, primero es necesario considerar someramente sus aferencias, que se producen en forma de ondas sonoras. Las ondas sonoras son regiones alternantes de alta y baja presión que se propagan en la misma dirección a través de algún medio (como el aire). Proviene de un objeto vibrante, en forma muy similar a las ondas que se originan y desplazan a

**Fig. 17-19** Conductos semicirculares, vestibulo y cóclea del oído interno. Se observa que la cóclea describe casi tres vueltas completas.

Los tres sectores de la cóclea son la ramba vestibular, la ramba timpánica y el conducto coclear.

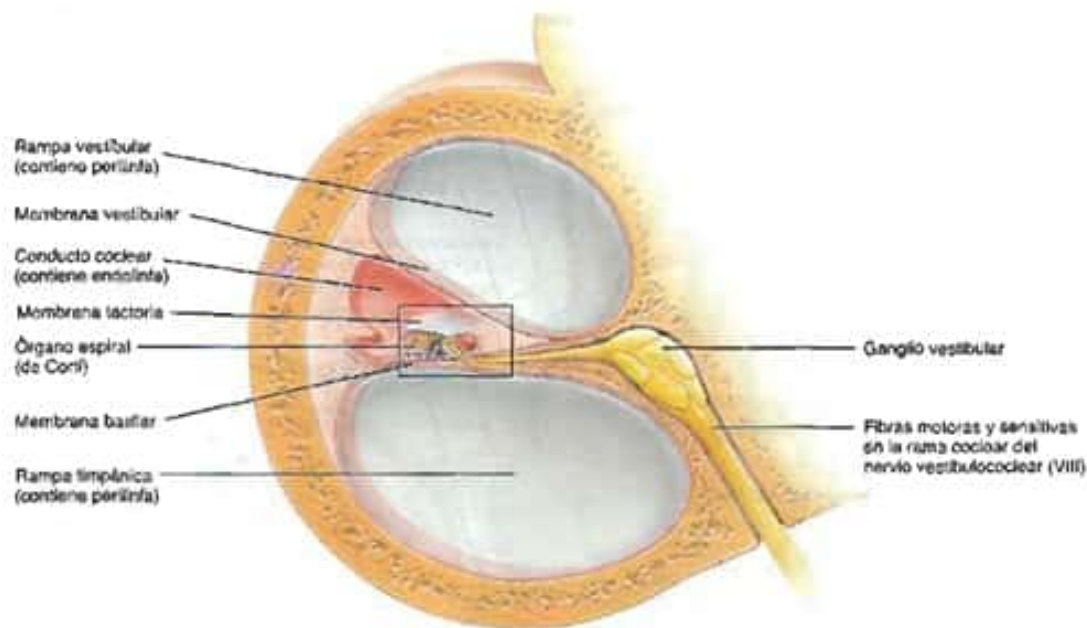


(a) Cortes transversales de la cóclea

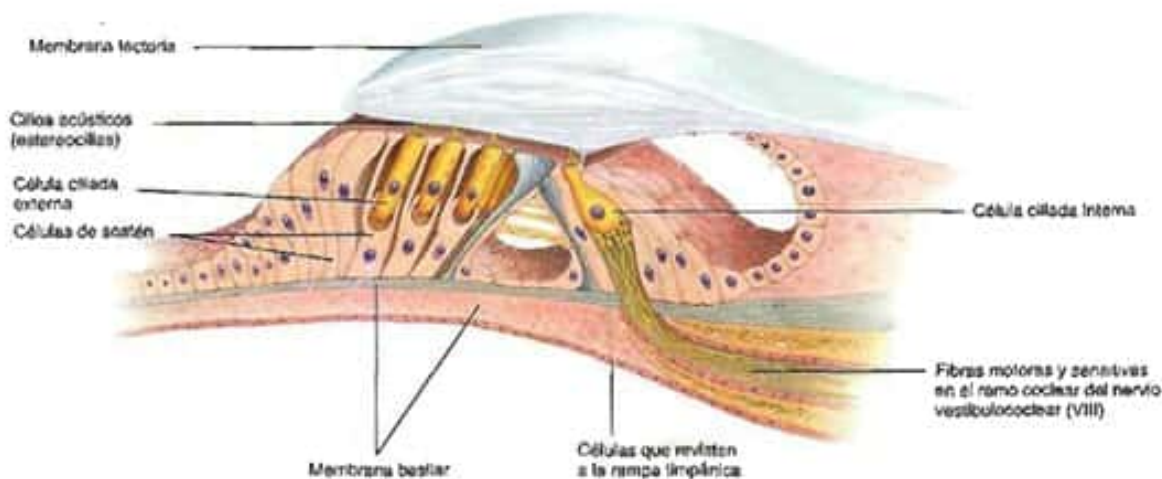


(b) Componentes del nervio vestibulococlear (VIII par craneal)

Fig. 17-19 (Continuación)



(c) Corte transversal de una de las vueltas de la cóclea



(d) Vista con aumento del órgano espiral (de Corti)

¿Cuáles son las tres subdivisiones del laberinto óseo?

través de la superficie de un estanque cuando se arroja una piedra. La *frecuencia* de una vibración sonora determina su *tono*. Cuanto más alta sea la frecuencia más alto será el tono.

Los sonidos que el oído humano puede oír con más precisión son aquellos que provienen de fuentes que vibran con frecuencias de 500 a 5 000 hertz (Hz; 1 Hz = 1 ciclo por segundo). El rango de frecuencias audibles se extiende de 20 a 20 000 Hz. Los sonidos del habla contienen principalmente frecuencias comprendidas entre 100 y 3 000 Hz, y el "do de pecho" emitido por una soprano al cantar tiene una frecuencia dominante de 1 048 Hz. Los ruidos de un avión jet a varios kilómetros de distancia oscilan entre 20 y 100 Hz.

Cuanto mayor sea la *intensidad* (tamaño o amplitud) de la vibración, más *fuerte* será el sonido. La intensidad de un sonido se mide en **decibeles (dB)**. Un aumento de un decibel representa un aumento de un décimo en la intensidad del sonido. El umbral auditivo —el punto en el cual un adulto joven promedio puede distinguir apenas entre un sonido y el silencio— se define como 0 dB a una frecuencia de 1 000 Hz. El crujido de las hojas tiene un nivel en decibeles de 15; un susurro, 30; una conversación normal, 60; una aspiradora, 75; un grito, 80; y una motocicleta cercana, 90. Un sonido se vuelve molesto para el oído normal en torno a los 120 dB, y doloroso por encima de los 140 dB.



## Sonidos fuertes y lesión de las células ciliadas

La exposición a la música fuerte y al rugido del motor de los aviones jet, motocicletas aceleradas, cortadoras de césped y aspiradoras produce daños en las células ciliadas de la cóclea. Dado que la exposición prolongada a ruidos fuertes causa pérdidas en la audición, los empleadores en los Estados Unidos deben exigir a sus trabajadores que utilicen protectores auditivos cuando los niveles de ruido en una ocupación excedan los 90 dB. Los conciertos de rock y hasta los auriculares más sencillos pueden producir fácilmente sonidos por encima de los 110 dB. La exposición continua a sonidos de alta intensidad es una causa de **hipoacusia** (sordera): pérdida significativa o total de la capacidad auditiva. Cuanto más fuertes sean los sonidos, más rápidamente progresará la pérdida de la audición. La sordera comienza generalmente con la pérdida de la sensibilidad para los sonidos de tono alto. Si usted está escuchando música a través de auriculares y las personas a su alrededor la pueden oír, el nivel de decibeles está en el rango perjudicial. La mayoría de las personas no advierte la pérdida progresiva de su audición hasta que la destrucción es importante y comienzan a tener dificultad para entender lo que se les dice. El uso de tapones en los oídos con un índice de reducción sonora de 30 dB mientras se realizan actividades ruidosas puede proteger la sensibilidad de los oídos. ■

## Fisiología de la audición

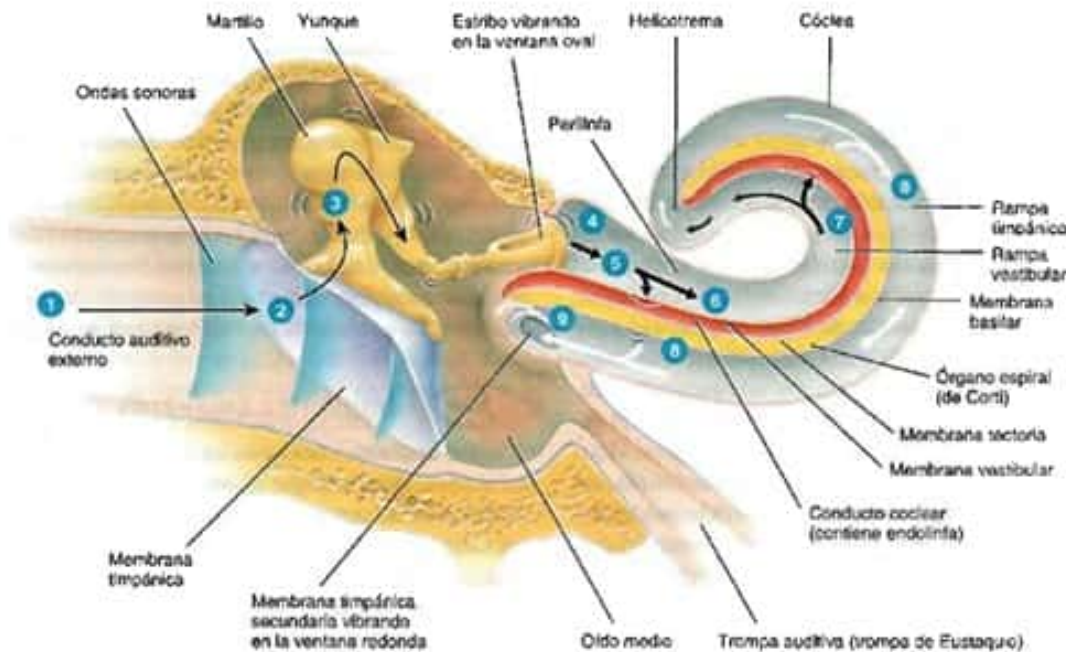
En la audición se cumplen los siguientes procesos (fig. 17-20):

- 1 El pabellón auricular dirige las ondas sonoras hacia el conducto auditivo externo.
- 2 Cuando las ondas sonoras chocan contra la membrana timpánica, las variaciones de presión hacen que vibre hacia adelante y hacia atrás. La distancia a la que se mueva, que es muy pequeña, dependerá de la intensidad y la frecuencia de las ondas sonoras. La membrana timpánica vibra lentamente en respuesta a los sonidos de baja frecuencia (tono bajo) y rápidamente en respuesta a los sonidos de alta frecuencia (tono alto).
- 3 El área central de la membrana timpánica se conecta con el martillo, que también comienza a vibrar. Esta vibración se transmite del martillo al yunque y luego al estribo.
- 4 A medida que el estribo se mueve hacia adelante y hacia atrás, tracciona la membrana oval hacia afuera y hacia adentro. La ventana oval vibra aproximadamente 20 veces más fuerte que la membrana del tímpano ya que los huesecillos transforman de manera eficiente las pequeñas vibraciones propagadas en una

**Fig. 17-20** Secuencia de fenómenos en la estimulación de los receptores auditivos (del lado derecho en la figura). Los números corresponden a los pasos descritos en el texto. La cóclea ha sido desarrollada para que se visualice más fácilmente la transmisión de las ondas sonoras y su distorsión en las membranas vestibular y basilar del conducto coclear.



Las células ciliadas del órgano espiral (órgano de Corti) convierten una vibración mecánica (estímulo) en una señal eléctrica (potencial receptor).



¿Qué sector de la membrana basilar vibra con mayor intensidad en respuesta a sonidos de alta frecuencia (tono alto)?



superficie amplia (el tímpano) en vibraciones más grandes en una superficie pequeña (la ventana oval).

- 5 El movimiento de la ventana oval establece ondas de presión en la perilinfa de la cóclea. Cuando la ventana oval se abomba hacia adentro, moviliza a la perilinfa de la rama vestibular.
- 6 Las ondas de presión se transmiten desde la rama vestibular hacia la rama timpánica y luego hacia la ventana redonda, de manera que ésta se comba hacia el interior del oído medio (véase fig. 17-20).
- 7 A medida que las ondas de presión deforman las paredes de la rama vestibular y de la rama timpánica, también empujan a la membrana vestibular hacia adelante y hacia atrás y crean ondas de presión en la endolinfa dentro del conducto coclear.
- 8 Las ondas de presión en la endolinfa generan vibraciones en la membrana basilar, que a su vez llevan a las células ciliadas del órgano espiral contra la membrana tectoria. La inclinación de las estereocilias en las células ciliadas da origen a potenciales receptores que por último conducen a la generación de impulsos nerviosos.

Las ondas sonoras de diversas frecuencias producen vibraciones de distinta intensidad en las diversas regiones de la membrana basilar. Cada segmento de la membrana basilar está "sintonizado" para un tono particular. Como la membrana es más estrecha y rígida en la base de la cóclea (la porción más cercana a la ventana oval), los sonidos de alta frecuencia (tono alto) cercanos a los 20 000 Hz inducen vibraciones máximas en esta región. Hacia el vértice de la cóclea, cerca del helicotrema, la membrana basilar es más ancha y flexible, y los sonidos de baja frecuencia (tono bajo) en torno de los 20 Hz causan vibraciones máximas en esa región de la membrana basilar. Como se mencionó, el volumen de un sonido está determinado por la intensidad de las ondas sonoras. Las ondas de alta intensidad causan vibraciones más amplias de la membrana basilar, lo cual lleva a que una mayor cantidad de impulsos nerviosos alcance el cerebro. Los sonidos más fuertes también pueden estimular a una cantidad mayor de células ciliadas.

Las células ciliadas transducen las vibraciones mecánicas en señales eléctricas. Cuando la membrana basilar vibra, los cilios en el vértice de las células ciliadas se inclinan hacia adelante y atrás y se deslizan unos contra otros. Una proteína de *enlace de extremos* conecta los extremos de cada estereocilia a un canal iónico mecanosensible, el **canal de transducción**, situado en una estereocilia vecina. Cuando la estereocilia se inclina hacia la estereocilia más alta, el enlace de extremo tracciona del canal de transducción y lo abre. Estos canales permiten el ingreso de cationes presentes en la endolinfa, sobre todo de  $K^+$ , en el citosol de la célula ciliada. A medida que los cationes entran, producen un potencial receptor despolarizante. La despolarización se propaga rápidamente a través de la membrana plasmática y abre canales de  $Ca^{2+}$  regulados por voltaje en la superficie basal de la célula ciliada. La entrada resultante de  $Ca^{2+}$  desencadena la exocitosis de vesículas sinápticas que contienen un neurotransmisor, probablemente glutamato. Cuanto mayor cantidad de neurotransmisor se libere, mayor será la frecuencia de impulsos nerviosos que

se producen en las neuronas sensitivas de primer orden que hacen sinapsis con la base de las células ciliadas. La inclinación de las estereocilias en la dirección opuesta cierra los canales de transducción y permite la repolarización e incluso la hiperpolarización de las células ciliadas, con lo cual se reduce la liberación de neurotransmisores a partir de aquéllas. Esto disminuye la frecuencia de impulsos nerviosos que se originan en las neuronas sensitivas.

Además de su papel en la detección de los sonidos, la cóclea tiene la notable capacidad de producirlos. Estos sonidos a menudo inaudibles, llamados **emisiones otoacústicas**, pueden detectarse poniendo un micrófono muy sensible próximo a la membrana del tímpano. Estas emisiones se producen por las vibraciones de las células ciliadas externas en respuesta a las ondas sonoras y a señales de las neuronas de la vía eferente. Al tiempo que se despolarizan y repolarizan, las células ciliadas externas se acortan y se alargan. Es probable que este comportamiento vibratorio cambie la rigidez de la membrana tectoria y se piensa que aumenta el movimiento de la membrana basilar, lo cual amplifica las respuestas de las células ciliadas internas. Simultáneamente, las vibraciones de las células ciliadas externas originan una onda que vuelve hacia el estribo y abandona el oído como una emisión otoacústica. La detección de estos sonidos del oído interno es una forma rápida, económica y no invasiva de detectar defectos auditivos en los recién nacidos. En los neonatos hipoacúsicos, las emisiones otoacústicas no se forman o bien son casi imperceptibles.

## La vía auditiva

Las neuronas sensitivas de primer orden en el ramo coclear de cada nervio vestibulococlear (VIII) terminan en el núcleo coclear homolateral del bulbo raquídeo. Desde éste, los axones que llevan las señales auditivas se proyectan a los núcleos olivares superiores de ambos lados del puente (protuberancia). Ligeras diferencias en el tiempo de arribo de los impulsos provenientes de uno y otro oído a los núcleos olivares nos permiten localizar en el espacio la fuente del sonido. Desde los núcleos cocleares y los núcleos olivares, los axones ascienden hacia el colículo (tubérculo cuadrigémino) inferior del mesencéfalo y después hacia el cuerpo geniculado medial del tálamo. Desde aquí las señales auditivas se proyectan hacia el área auditiva primaria del giro temporal superior de la corteza cerebral (áreas de Brodmann 41 y 42 en fig. 14-15), donde tiene lugar la percepción del sonido. Dado que muchos axones auditivos se decusan (entrecruzan) en el puente mientras que otros permanecen del mismo lado, las áreas auditivas primarias derecha e izquierda reciben impulsos nerviosos de ambos oídos.

## Implantes cocleares

Un **implante coclear** es un dispositivo que convierte los sonidos en señales eléctricas que el cerebro puede interpretar. Tal dispositivo es útil para las personas con hipoacusia causada por daño de las células ciliadas de la cóclea. Las partes externas de un implante coclear consisten en: 1) un **micrófono** que se coloca alrededor del oído y capta las ondas sonoras; 2) un **procesador de sonido**, que se puede llevar en un bolsillo y que convierte las ondas sonoras en señales eléctricas, y 3) un **transmisor**, colocado detrás del pabellón auricular, que recibe las señales emitidas por el procesador de sonido y las transmite a un receptor interno. Las partes internas del implante coclear son: 1) *re-*

ceptor interno, que recibía las señales a 2) *electrodos* implantados en la cóclea, donde desencadenan la producción de impulsos nerviosos en las neuronas sensitivas del ramo coclear del nervio vestibulococlear (VIII). Estos impulsos nerviosos inducidos artificialmente se propagan a través de sus vías normales hasta el cerebro. Los sonidos percibidos son toscos en comparación con la audición normal, pero dan una idea del ritmo y el volumen; la información acerca de ciertos sonidos, como los producidos por los teléfonos y automóviles, y del tono y la cadencia de la palabra. Algunos pacientes escuchan suficientemente bien con el implante coclear como para poder usar el aparato telefónico. ■

## Fisiología del equilibrio

Hay dos tipos de equilibrio. El **equilibrio estático** se refiere al mantenimiento de la posición del cuerpo (principalmente la cabeza) en relación con la fuerza de gravedad. El **equilibrio dinámico** es el mantenimiento de la posición del cuerpo (principalmente la cabeza) en respuesta a movimientos repentinos como girar, acelerar y frenar. El conjunto de los órganos receptores del equilibrio se denomina **aparato vestibular**, constituido por el sáculo, el utrículo y los conductos semicirculares.

### Órganos otolíticos: sáculo y utrículo

Las paredes del sáculo y del utrículo presentan una pequeña región engrosada denominada **mácula** (fig. 17-21). Las dos máculas, que son perpendiculares entre sí, actúan como receptores del equilibrio estático. Suministran información sensitiva acerca de la posición de la cabeza en el espacio y son esenciales para el mantenimiento de la postura y el equilibrio. Las máculas también contribuyen a algunos aspectos del equilibrio dinámico: detectan la aceleración lineal y la desaceleración, es decir, las sensaciones que se experimentan en un ascensor o en un automóvil cuando aumentan o disminuyen su velocidad.

Ambas máculas tienen dos tipos celulares: **células ciliadas**, que son los receptores sensitivos, y **células de sostén**. Las células ciliadas presentan **haces de cilios** que consisten en 70 o más *estereocilios* (que son en realidad microvellosidades), a los que se suma un *cinocilio*, un cilio convencional unido firmemente a su cuerpo basal y que se extienden más allá del estereocilio más largo. Como en la cóclea, los estereocilios se conectan por uniones en los extremos. Distribuidas entre las células ciliadas se hallan las células cilíndricas de sostén que probablemente sean las encargadas de secretar la gruesa capa glucoproteica que descansa sobre las células ciliadas, denominada **membrana otolítica**. Sobre toda la superficie de esta membrana se extiende una capa de densos cristales de carbonato de calcio, llamados **otolitos** (de *ootós*, oído; *lithos*, piedra).

Dado que la membrana otolítica yace sobre la parte superior de la mácula, si se inclina la cabeza hacia adelante, esta membrana (axial como los otolitos) es atraída por la gravedad, se desliza hacia abajo sobre las células ciliadas en la dirección en la que se produjo la inclinación, e inclina a su vez los haces de cilios. En cambio, en posición de sentado en un automóvil que repentinamente se mueve hacia adelante, la membrana otolítica se retrasa con respecto al movimiento de la cabeza, empuja a los manojos de cilios y hace que éstos se inclinen en la dirección contraria. La inclinación de los manojos de cilios acústicos en una dirección estira las uniones de extre-

mo, con lo cual se abren los canales de transducción y se producen de tal forma potenciales receptores despolarizantes; la inclinación en la dirección opuesta cierra los canales de transducción y determina la repolarización de la membrana.

A medida que las células ciliadas se despolarizan y repolarizan, liberan neurotransmisores con mayor o menor frecuencia. Las células ciliadas hacen sinapsis con neuronas sensitivas de primer orden en el ramo vestibular del nervio vestibulococlear (VIII) (véase fig. 17-19b). Estas neuronas descargan impulsos con un ritmo lento o rápido según la cantidad de neurotransmisor presente. Las neuronas eferentes también hacen sinapsis con las células ciliadas y con las neuronas sensitivas y, evidentemente, regulan la sensibilidad de unas y otras.

### Conductos semicirculares

Los tres conductos semicirculares, junto con el sáculo y el utrículo, participan en el equilibrio dinámico. Los conductos se disponen en tres planos perpendiculares entre sí (fig. 17-22): el conducto semicircular anterior y el conducto semicircular posterior están orientados en sentido vertical, y el conducto semicircular externo en sentido horizontal (véase también fig. 17-18). Esto les permite detectar la aceleración y desaceleración angulares. En la **ampolla**, la porción dilatada de cada conducto, hay una pequeña elevación llamada **cresta**. Cada cresta contiene un grupo de células ciliadas y células de sostén. Cubriendo a la cresta se encuentra una masa de material gelatinoso que se denomina **cúpula**. Cuando una persona mueve la cabeza, los conductos semicirculares y las células ciliadas se mueven junto con ésta. La endolinfa dentro de la ampolla, sin embargo, permanece estática. A medida que las células ciliadas en movimiento arrastran a la endolinfa, los haces de cilios se inclinan. La inclinación de los cilios produce potenciales receptores. En respuesta, los potenciales receptores originan impulsos nerviosos que se transmiten a través del ramo vestibular del nervio vestibulococlear (VIII).

### Vías del equilibrio

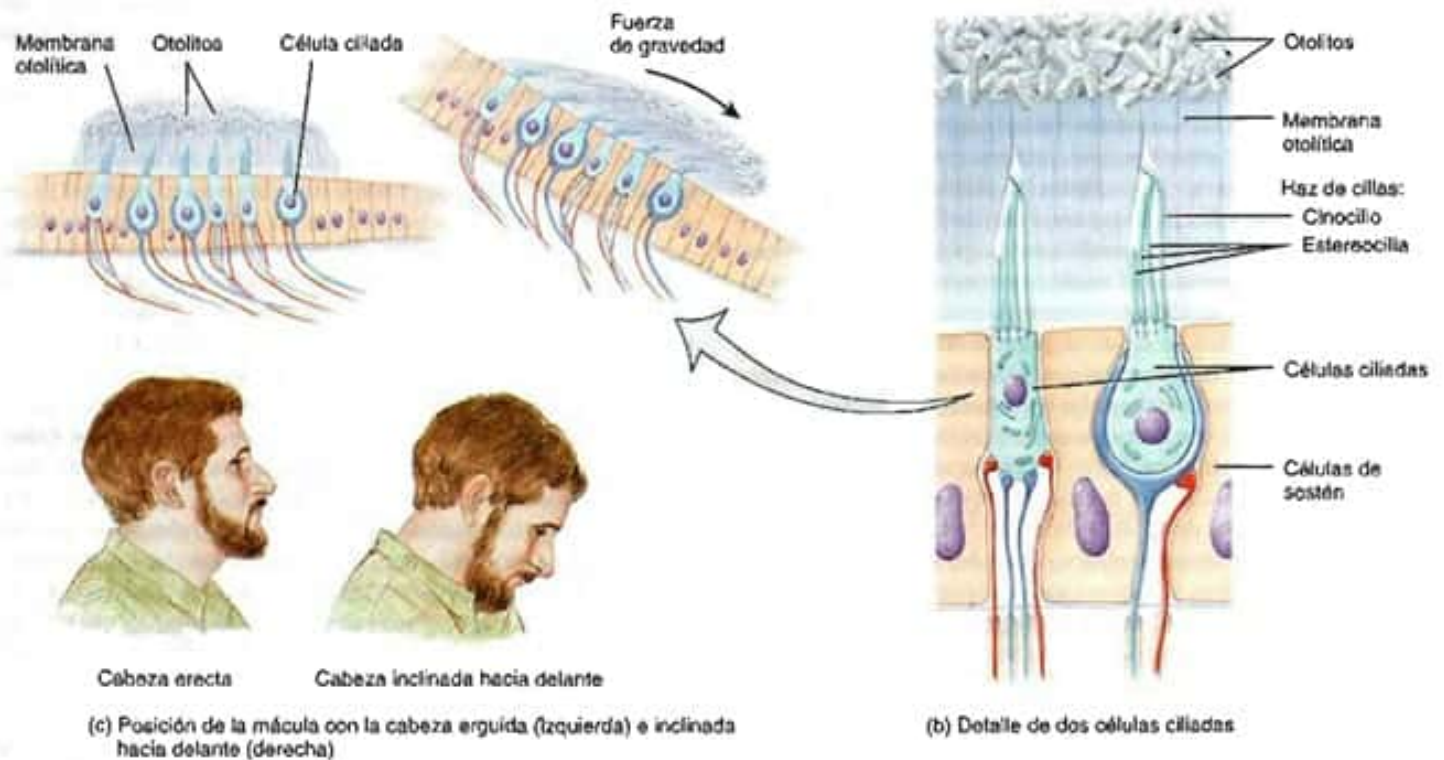
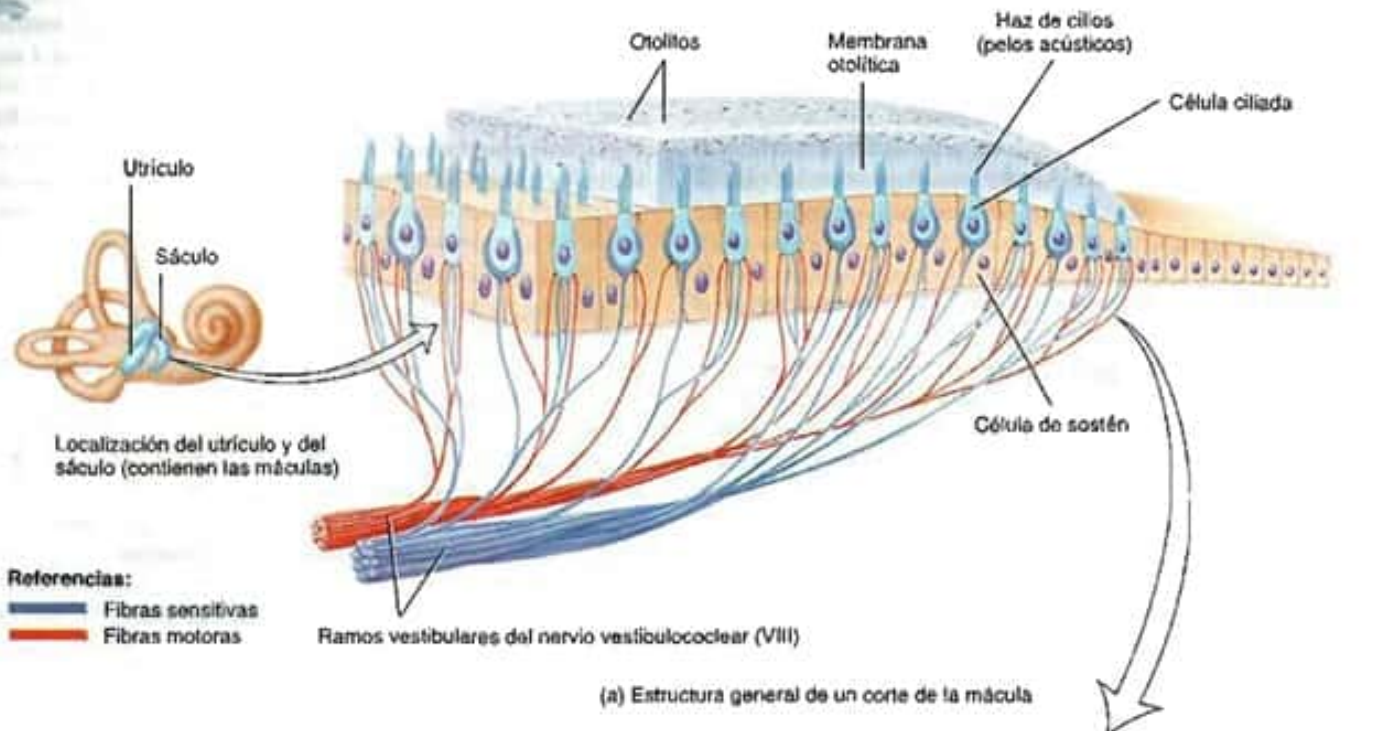
La mayoría de los axones del ramo vestibular del nervio vestibulococlear (VIII) ingresan en el tronco encefálico y terminan en varios núcleos vestibulares situados en el bulbo raquídeo y el puente (protuberancia). Los axones restantes entran en el cerebelo a través del pedúnculo cerebeloso inferior (véase fig. 14-7a). Los núcleos vestibulares y el cerebelo se conectan por vías bidireccionales.

Los axones provenientes de los núcleos vestibulares se extienden a los núcleos de los nervios craneales que controlan los movimientos oculares: oculomotor (III), troclear (IV) y abducens (VI). Otros axones de los núcleos vestibulares se extienden hasta el núcleo del nervio accesorio (XI), que contribuye a controlar los movimientos de la cabeza y del cuello. Además, axones provenientes del núcleo vestibular lateral forman el tracto vestibuloespinal, que transmite impulsos reguladores del tono de los músculos esqueléticos en respuesta a los movimientos de la cabeza.

Varias vías entre los núcleos vestibulares, el cerebelo y el cerebro permiten que el cerebelo tenga un papel fundamental en el mantenimiento del equilibrio. El cerebelo recibe constantemente información sensitiva actualizada desde el utrículo y el sáculo, monitoriza esta información y hace ajustes correctivos. En esencia en

**Fig. 17-21** Localización y estructura de los receptores en las máculas del oído (derecho en la figura). Tanto las neuronas sensitivas de primer orden (azul) como las neuronas motoras (rojo) hacen sinapsis con las células ciliadas.

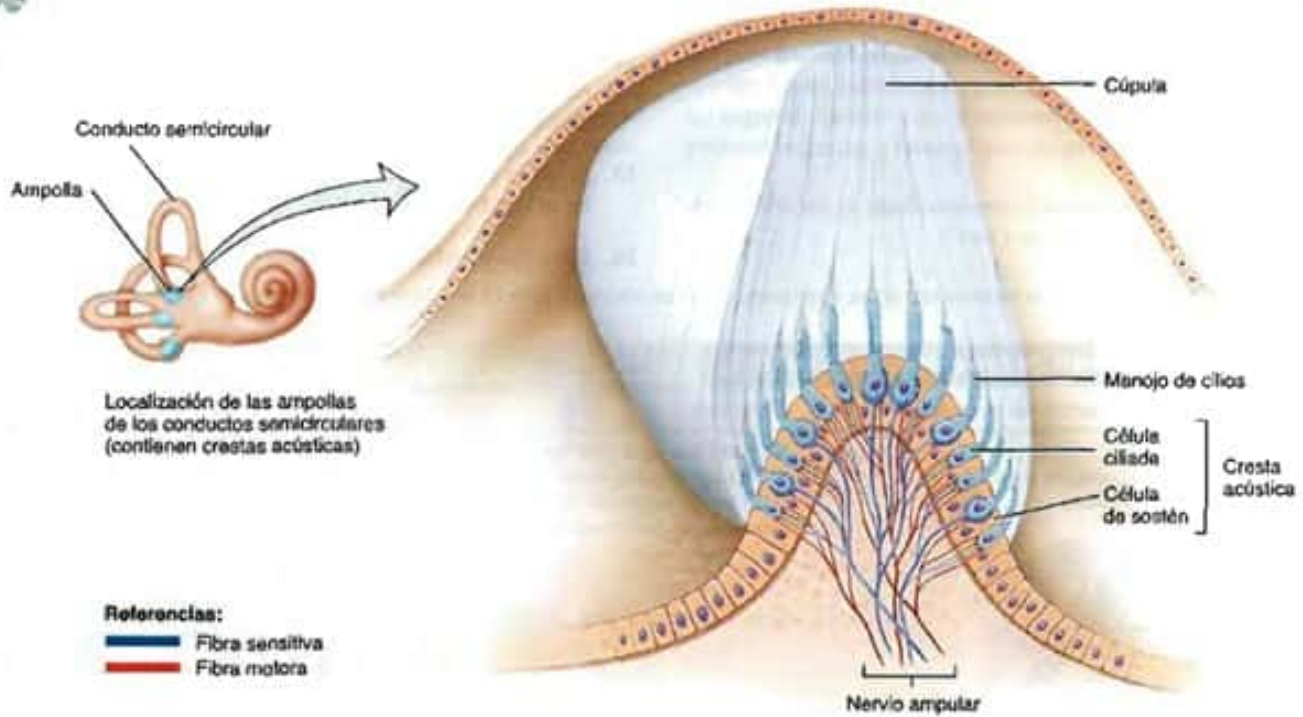
El movimiento de las esterocilias inicia los potenciales receptores despolarizantes.



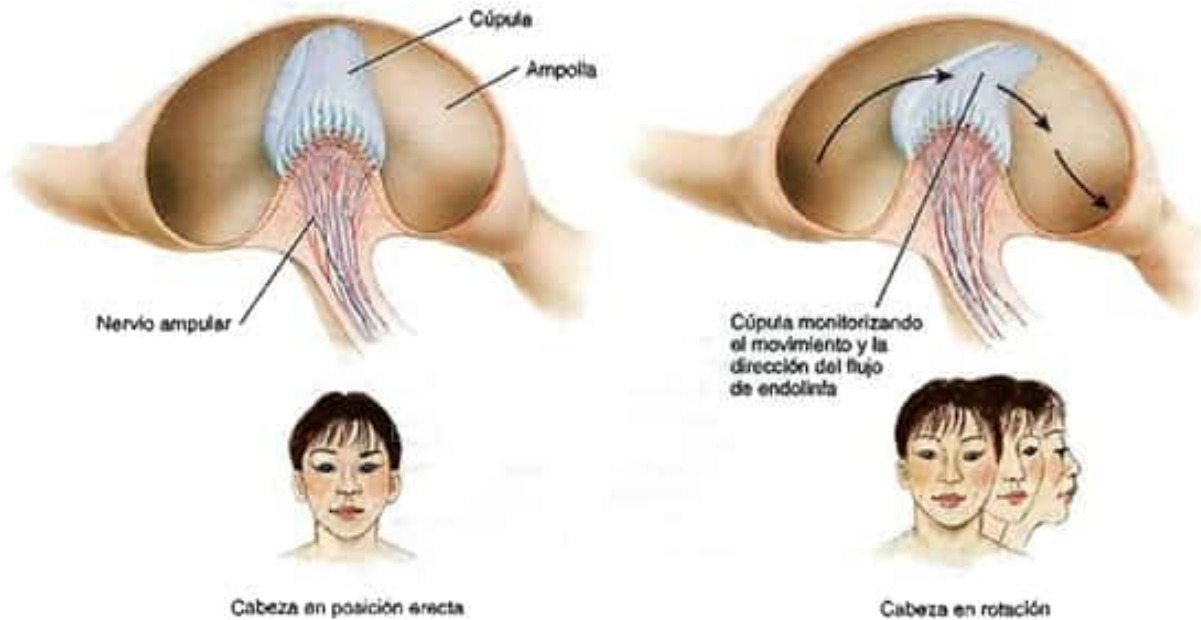
¿Con qué tipo de equilibrio están asociadas las máculas?

**Fig. 17-22** Localización y estructura de los conductos semicirculares (del oído derecho en la ilustración). Tanto las neuronas sensitivas de primer orden (azul) como las neuronas motoras (rojo) hacen sinapsis con las células ciliadas. Los nervios ampulares son ramos de la división vestibular del nervio vestibulococlear (VIII).

La posición de los conductos semicirculares permite la detección de los movimientos de rotación.



(a) Detalles de una cresta acústica



(b) Posición de la cúpula con la cabeza en posición erecta (izquierda) y cuando la cabeza rota (derecha)

¿Con qué tipo de equilibrio se asocian los conductos semicirculares?

respuesta al estímulo proveniente desde el utrículo, el sáculo y los conductos semicirculares, el cerebelo envía en forma continua impulsos nerviosos a las áreas motoras del cerebro. Esta retroalimentación permite el ajuste de las señales que envía la corteza motora a los músculos esqueléticos específicos para mantener el equilibrio.

El cuadro J7-2 resume las estructuras del oído relacionadas con la audición y el equilibrio.

► PREGUNTAS DE REVISIÓN

11. ¿Cómo se transmiten las ondas sonoras desde el pabellón auricular hasta el órgano espiral de Corti?

12. ¿Cómo hacen las células ciliadas de la cóclea y del aparato vestibular para convertir las vibraciones mecánicas en señales eléctricas?

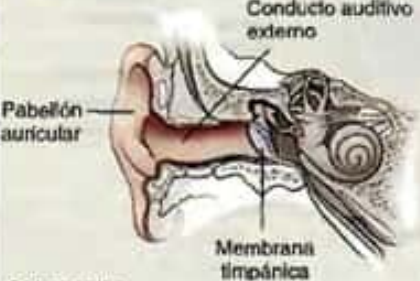

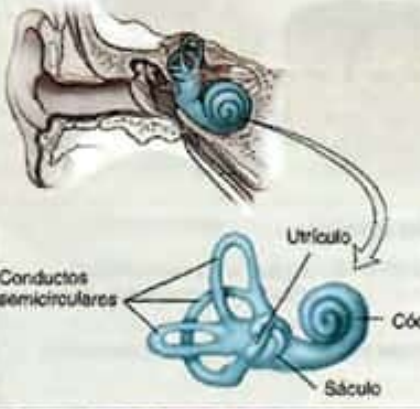
13. ¿Cuál es la vía que siguen los impulsos auditivos desde la cóclea hasta la corteza cerebral?

14. Compare la función de las máculas en el mantenimiento del equilibrio estático con el papel que tienen las crestas en el mantenimiento del equilibrio dinámico.

15. ¿Cuál es el papel que cumple la entrada de información vestibular al cerebelo?

16. Describa las vías del equilibrio.

CUADRO 17-2 Resumen de las estructuras del oído

Regiones del oído y estructuras principales	Función
<p><b>Oído externo</b></p>  <p>Conducto auditivo externo</p> <p>Pabellón auricular</p> <p>Membrana timpánica</p>	<p><i>Pabellón auricular:</i> recoge las ondas sonoras.  <i>Conducto (meato) auditivo externo:</i> dirige las ondas sonoras hacia el tímpano.  <i>Membrana timpánica (tímpano):</i> las ondas sonoras producen su vibración, que, por su parte, causa la vibración del martillo.</p>
<p><b>Oído medio</b></p>  <p>Huesecillos del oído</p> <p>Trompa auditiva (trompa de Eustaquio)</p>	<p><i>Huesecillos del oído:</i> transmiten y amplifican las vibraciones desde la membrana timpánica hasta la ventana oval.  <i>Conducto auditivo:</i> iguala la presión del aire a ambos lados de la membrana timpánica.</p>
<p><b>Oído interno</b></p>  <p>Utrículo</p> <p>Sáculo</p> <p>Cóclea</p> <p>Conductos semicirculares</p>	<p><i>Cóclea:</i> contiene líquidos, conductos y membranas que transmiten las vibraciones hacia el órgano espiral (órgano de Corti), el órgano de la audición; las células ciliadas del órgano espiral producen potenciales receptores, los cuales originan impulsos nerviosos en la rama coclear del nervio vestibulococlear (VIII).  <i>Aparato vestibular:</i> está constituido por los conductos semicirculares, el utrículo y el sáculo, que dan origen a impulsos nerviosos que se propagan a través de la rama vestibular del nervio vestibulococlear (VIII).  <i>Conductos semicirculares:</i> contienen las crestas acústicas, sitio que utilizan las células ciliadas para monitorizar el equilibrio dinámico.  <i>Utrículo:</i> contiene las máculas, sitio que utilizan las células ciliadas para monitorizar el equilibrio estático y el dinámico.  <i>Sáculo:</i> contiene las máculas, sitio que utilizan las células ciliadas para monitorizar el equilibrio estático y el dinámico.</p>